

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER

ELEKTRISCHE NERVENREIZUNG.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER

ELEKTRISCHE NERVENREIZUNG.

VON

ADOLF FICK.

MIT 26 IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN HOLZSTICHEN.

BRAUNSCHWEIG,
DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN.

1864.

Die Herausgabe einer Uebersetzung in französischer, englischer und anderen
modernen Sprachen wird vorbehalten.

Ich habe die angenehme Pflicht, den nachstehenden Untersuchungen die Bemerkung voranzuschicken, dass die im ersten und dritten Abschnitte beschriebenen Versuche von mir in Gemeinschaft mit meinem talentvollen Schüler Herrn J. Tachau aus Hamburg angestellt sind.



Digitized by the Internet Archive
in 2016

<https://archive.org/details/b22297480>

I. Abhängigkeit der Muskelarbeit von der Grösse des Reizes.

Es ist offenbar eine fundamentale und eine der wichtigsten Aufgaben der allgemeinen Nervenphysiologie, zu ermitteln, nach welchem Gesetze die Erregungsstärke eines nervösen Elementes von der Stärke des auf ihn wirkenden Reizes abhängt. Um die Aufgabe zu lösen, bedarf es vor Allem eines Maasses für die Erregungsstärke des nervösen Elementes. Handelt es sich um motorische Nervenfasern, so ist der Maassstab für ihre Erregungsstärke leicht gefunden. Er ist die Arbeit der von der motorischen Faser abhängigen muskulösen Elemente. Man darf allerdings von vornherein nicht bestimmt erwarten, dass die Muskelarbeit ein ganz directes proportionales Maass für die Erregungsstärke des motorischen Nerven ist, aber sie ist jedesfalls eine Function derselben und es kann also auch umgekehrt die Erregungsstärke als Function der Muskelarbeit dargestellt werden. Denken wir uns die Form der letzteren wäre bekannt. Hätten wir alsdann die zu jeder Reizstärke gehörige Muskelarbeit, so könnten wir auch die dadurch hervorgebrachte Erregungsstärke des Nerven finden. Die mathematische Abhängigkeit der Muskelarbeit von der Stärke des den Nerven treffenden Reizes ist nun für elektrische Reizung der experimentellen Untersuchung sehr leicht zugänglich. Ich habe dieselbe unternommen und will im Folgenden die Ergebnisse darstellen, deren Hauptsätze ich schon vor längerer Zeit der k. k. Akademie der Wissenschaften zu Wien mitgetheilt habe*).

Die Beziehung zwischen der Muskelarbeit und der Grösse des Nervenreizes, welcher sie hervorbrachte, hat übrigens, abgesehen von dem an die Spitze gestellten Problem, für sich schon grosses Interesse, obwohl der mechanische Zusammenhang zwischen Reiz und Muskelarbeit durch eine lange Kette von Zwischengliedern ver-

*) Sitzungsbericht der k. k. Akademie zu Wien, 23. October 1862.

mittelt wird. Diesen Punkt hat der letzte und eigentlich der einzige Schriftsteller über unseren Gegenstand, L. Hermann *), im Eingange seiner Abhandlung so gründlich erörtert, dass ich mich darüber hier nicht zu verbreiten brauche. Auch auf die Ergebnisse Hermann's brauche ich nicht näher einzugehen, da dieser Forscher durch den Gang seiner Untersuchung von seiner ursprünglichen Aufgabe abgekommen ist.

Der Gang meiner Untersuchung ist der ganz directe: ich führe dem *nervus ischiadicus* eines Frosches einen Reiz von bestimmter Stärke zu und messe die Arbeit, welche der zugehörige *gastrocnemius* wirklich leistet. Ehe ich zur Beschreibung der Versuche selbst übergehe, habe ich nur noch zu erörtern, nach welchen Principien Reiz und Arbeit gemessen werden. Was zunächst diese betrifft, so habe ich eine ganz andere Grösse bestimmt als die, welche bisher gewöhnlich als Arbeit oder Nutzeffect einer Muskelzusammenziehung definirt worden ist. Seit den klassischen Untersuchungen von Weber pflegt man unter der Arbeit einer Muskelzusammenziehung zu verstehen das Produkt aus der Last und einer gewissen Länge, welche den Unterschied darstellt zwischen der Länge des ruhenden Muskels, wenn sich seine elastischen Kräfte mit der Last ins Gleichgewicht gesetzt haben und der Länge des erregten Muskels, wenn sich ebenfalls seine elastischen Kräfte mit der Last in Gleichgewicht gesetzt haben. Die Bestimmung dieser Grösse hat offenbar auch Hermann als Ziel vorgeschwebt, wo es sich um Bestimmung der Muskelarbeit handelte. Man kann die in Rede stehende Grösse allerdings auch definiren als das Produkt aus der Last in die Höhe, auf welche die Muskelzusammenziehung die Last hebt, man muss dann aber hinzufügen: und auf welcher der zusammengezogene Muskel die Last im Gleichgewicht halten kann. Der Muskel leistet nun aber bei seiner Zusammenziehung in der Regel viel mehr Arbeit, denn er erteilt im Acte der Zusammenziehung der Last eine Geschwindigkeit, vermöge deren dieselbe viel höher steigt, als bis zu der Höhe, in welcher sie der zusammengezogene Muskel im Gleichgewicht zu halten vermag. Offenbar ist das Produkt der Last in diese ganze Steighöhe die wahre Arbeit der Muskelzusammenziehung, denn denken wir uns durch irgend eine Veranstaltung die Last am Gipfel ihrer Bahn festgehalten — werfen wir beispielsweise einen Stein auf ein Dach — so ist der Spannkraftsvorrath der Aussenwelt genau um jenes Produkt vergrössert lediglich durch den Verbrauch von Spannkraften im Muskel. Ich will die hier definirte Höhe die Wurfhöhe nennen und die von Weber zur Bestimmung der Arbeit gebrauchte die Hubhöhe. Beide Grössen stehen offenbar in Zusammenhang. Auch liesse sich der Zusammenhang rein theoretisch finden, wenn man Weber's Hypothese annimmt, dass der

*) Reichert und du Bois-Reymond's Archiv. 1861. S. 369.

Muskel sich momentan in einen elastischen Körper von anderen Dimensionen verwandelt und nun ganz wie ein solcher von constanten elastischen Kräften an der Last arbeitet. Man müsste freilich eine Elasticitätstheorie besitzen, welche nicht bloss verhältnissmässig unendlich kleine Gestaltveränderungen berücksichtigt. Ich werde mich über diesen interessanten Punkt hier nicht weiter verbreiten, verweise vielmehr auf eine demnächst erscheinende Abhandlung von Herrn Dr. Jakoby aus Kasan, welcher darüber diesen Sommer in meinem Laboratorium eine Experimentaluntersuchung angefangen hat, die bereits höchst interessante Resultate ergeben hat.

Da die Bestimmung der Wurfhöhe, wie wir gesehen haben, die eigentliche Aufgabe ist, und da sie überdies auch weit leichter ausführbar ist, so habe ich natürlich gar nicht nach der Bestimmung der Hubhöhe gestrebt. Ich habe die Wurfhöhe ganz einfach mittels des Pflüger'schen Myographion bestimmt. Selbstverständlich ist es durchaus dasselbe, ob man den Muskel unmittelbar an einer Last arbeiten lässt, oder vermittelt einer Maschine.

Die Arbeit des Muskels am Myographionrähmchen kann im gegebenen Falle folgendermaassen numerisch bestimmt werden: Man multiplicire das Gewicht des Rahmens (hierunter verstanden alle Theile vor der Drehungsaxe) mit der Höhe, auf welche sein Schwerpunkt gestiegen ist, von diesem Produkte ziehe man ab das Produkt, welches man erhält, wenn man das Gesamtgewicht der auf der anderen Seite der Drehungsaxe gelegenen Theile multiplicirt mit der Länge, um welche der Schwerpunkt dieser Theile gesunken ist. Man sieht leicht, dass demnach die Arbeit des Muskels gefunden werden kann als das Produkt der Excursion des Zeichenstiftes in einen ein- für allemal constanten Coefficienten. In verschiedenen Fällen verhalten sich also die vom Muskel geleisteten Arbeiten wie die Excursionen der Zeichenstiftspitze. Dies alles gilt natürlich streng nur, insofern man annehmen darf, dass ein Punkt des Rahmens sich wie die Spitze des Zeichenstiftes in einer Verticalebene bewegt, also nur für kleine Winkelausschläge des Rahmens. Die Excursionen des Zeichenstiftes sind in meinen Versuchen im Verhältniss zu dem 150 Millimeter langen Rahmen klein genug, die geleisteten Arbeiten ihnen proportional setzen zu dürfen. Ich werde daher unbedenklich die Erhebung des Zeichenstiftes als Maass der geleisteten Muskelarbeit benutzen. Da es auf den absoluten Werth derselben für unseren Zweck nicht ankommt, sondern nur auf eine Vergleichung der Arbeiten bei den Zuckungen je einer Versuchsreihe, so habe ich die Bestimmung jenes constanten Coefficienten gänzlich unterlassen, mit welchem die Erhebung des Zeichenstiftes zu multipliciren wäre, um die Muskelarbeit in der üblichen Einheit auszudrücken.

Noch ein principieller Einwand kann gegen meine Bestimmungsweise der Muskelarbeit erhoben werden. Man sieht bei der Zuckung ganz deutlich, dass der Mus-

kel sehr bald aufhört an dem aufsteigenden Rähmchen zu ziehen, die ihn damit verbindende Fadenschlinge erschlafft und krümmt sich, weil eben das Rähmchen mit der ihm schon ertheilten Geschwindigkeit rascher steigt, als sich das Sehnenende des Muskels hebt. Es fragt sich nun, ob der Muskel noch activer Leistungen fähig wäre oder nicht, während der ganzen Zeit, wo er von der Last des Rähmchens befreit ist. Offenbar ist der erstere Fall an sich nicht undenkbar. Der Muskel könnte möglicherweise in einem Abschnitte jener Zeit noch in activer Zusammenziehung begriffen sein, und der Theil von Arbeit, welchen dies Stadium der Zusammenziehung leisten könnte, käme dann bei unserer Beobachtungsweise nicht zur Anschauung.

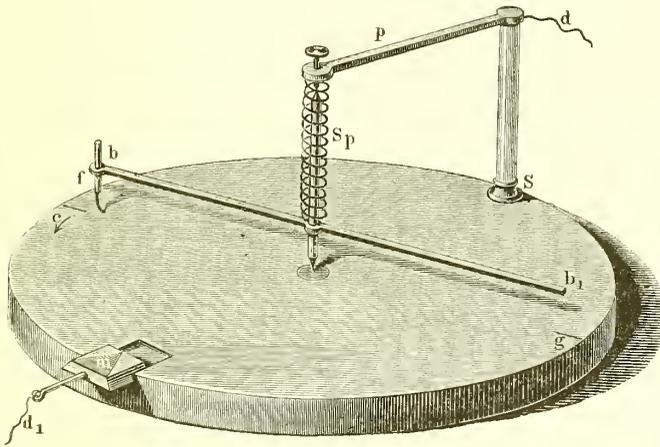
Wir liefen somit nicht Gefahr, die Arbeit des Muskels zu überschätzen, wie der behaupten muss, welcher den Weber'schen Maassstab anlegt. Es ist vielmehr nur Grund zu dem Verdachte, dass wir die Arbeit unterschätzen. Ich bin nicht im Stande, dies erhobene Bedenken von vornherein zu beseitigen, sehe auch fürs Erste keinen Weg, experimentell zu entscheiden, ob und unter welchen Bedingungen ein Stadium der Contraction vorkommt, dessen Arbeit nicht auf den Rahmen des Myographion übertragen wird. Die Darstellung des ganzen zeitlichen Verlaufes der Zuckung in Form einer Curve kann hierüber auch keinen Aufschluss geben. Gleichwohl spreche ich schon hier die feste Ueberzeugung aus, dass ich in meinen Versuchen wirklich die gesammte Leistung des Muskels oder eine ihr proportionale Grösse gemessen habe. Sie gründet sich auf das Resultat der Untersuchung selbst. Ich glaube, es wird daran Niemand mehr zweifeln, der sieht, in wie überraschender Weise sich die Resultate einer einfachsten Gesetzlichkeit fügen. Jedesfalls muss eine veränderliche Grösse, welche, wie die von uns definirte Muskelarbeit, in einem so merkwürdigen und einfachen Zusammenhange mit einer anderen Veränderlichen, der Reizstärke, steht, eine Grösse von fundamentaler Bedeutung sein.

Als Reiz wandte ich einen momentanen elektrischen Stromstoss an, d. h. einen elektrischen Strom, welcher während einer sehr kurzen immer gleichen Zeit den Nerven durchfloss. Die Stärke des Reizes setze ich der Stärke dieses Stromes gleich. Ein solcher Stromstoss muss ähnlich wirken wie ein Inductionsstoss. Dass ich nicht geradezu einen solchen als Reiz anwandte, hat seinen Grund darin, dass weder die Stärke noch die Dauer der Inductionsströme zu ermitteln ist.

Zur Erzeugung des elektrischen Stromstosses diente ein eigener Apparat, der auch in den anderen hier mitzutheilenden Untersuchungen Anwendung findet. Ich will ihn daher gleich hier beschreiben. Sein Zweck ist derselbe wie der eines früher von mir gebrauchten Apparates, den ich in meinen „Beiträgen zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen“ Seite 11 u. flgde. beschrieben habe. Es gilt nämlich einen elektrischen Strom für eine sehr kurze Zeit zu schliessen

und zwar soll die Dauer dieser Zeit zwischen möglichst weiten Grenzen willkürlich veränderlich und in jedem einzelnen Falle wenigstens annähernd bekannt sein. Der Schluss des Stromes wird bewerkstelligt durch die Berührung eines schwachen, leicht gebogenen Messingfederchens mit einem Messingplättchen. So lange diese Berührung dauert, so lange ist der Strom geschlossen. Bewegt sich also das Federchen mit geringerer oder grösserer Geschwindigkeit streifend über das Plättchen hin, so wird der Strom längere oder kürzere Zeit dauern. Bei gleicher Geschwindigkeit des Federchens kann noch die Dauer des Stromschlusses verändert werden durch Veränderung

Fig. 1.



der Breite des Plättchens, über welches das Federchen hinstreift. Um das Federchen mit verschiedenen Geschwindigkeiten bewegen zu können, ist es befestigt am Ende eines etwa 30 Centimeter langen Metallbälkchens. Dies ist in seiner Mitte mit einer zu ihm senkrechten in Spitzen laufenden Axe fest verbunden. Um die Axe windet

sich eine stählerne Spiralfeder, deren eines Ende an der Axe selbst, deren anderes Ende an dem Theile des Apparates befestigt ist, welcher das Lager für die obere Spitze trägt. Die Spiralfeder wird daher dem Metallbälkchen eine gewisse Gleichgewichtslage ertheilen und es um dieselbe oscilliren machen, wenn es daraus entfernt war. Man kann leicht berechnen, mit welcher Winkelgeschwindigkeit bei einer solchen Schwingung das Bälkchen durch seine Gleichgewichtslage geht, wenn man die Amplitude und die Dauer der Schwingung kennt. Diese Geschwindigkeit ist nämlich der Amplitude direct, der Schwingungsdauer umgekehrt proportional. Da die Dauer constant ist, so kann man die Geschwindigkeit dadurch variiren, dass man die Amplitude variirt. Das vorhin erwähnte Messingplättchen wird nun so gestellt, dass das Contactfederchen gerade beim Passiren der Gleichgewichtslage darauf steht. Kennt man also seine Breite, so kann man angeben, wie lange bei einer Schwingung von bekannter Weite das Federchen damit in Berührung ist. Und wie lange mithin der elektrische Strom im Gange ist. Das Messingplättchen ist in eine rechteckige Elfenbeinplatte ein-

gelassen, mit deren Oberfläche seine Oberfläche eine Ebene bildet. Die Seiten der Elfenbeinplatte sind abgeschrägt, so dass die Platte unten breiter ist als oben. Die Platte kann somit in einem Falze des Grundbrettes hin- und hergeschoben werden. Die Oberfläche liegt dann einige Millimeter höher als die Oberfläche des Grundbrettes. Das Messingplättchen ist dreieckig mit der Spitze gegen die Axe des Bälkchens. Das Contactfederchen, das von dieser Axe in immer gleicher Entfernung bleibt, streift daher über eine um so breitere Stelle des Messingplättchens, je tiefer dieses in dem Falze gegen die Mitte vorgeschoben ist. Somit haben wir die oben angedeutete zweite Möglichkeit, die Zeitdauer des Stromschlusses zu variiren. Eine dritte Möglichkeit haben wir in verschiedener Belastung des schwingenden Bälkchens, wodurch die Schwingungsdauer desselben in jedem beliebigen Maasse vergrößert werden kann.

Ein Versuch mit dem Apparate gestaltet sich folgendermaassen. Vor Allem ist die Spitze des Contactfederchens so tief herabzubringen, dass sie zwar bei der grössten Schwingung frei über der Oberfläche des Grundbrettes schwebt, dass sie aber tiefer steht als die Oberfläche der Elfenbeinplatte, wenn dieselbe in ihrem Falze steht. Diese ist nun vorläufig so weit zurückgezogen, dass das Federchen gar nicht in ihren Bereich kommt. Die Gleichgewichtslage des Bälkchens denken wir uns über dem Durchmesser ms (Fig. 1). Jetzt entfernen wir dasselbe daraus, das Ende f nach links. Wir geben etwa dem Bälkchen die Lage über dem Durchmesser cg . Der Winkel zwischen cg und ms kann an einer gröblichen Theilung auf dem Rande des Grundbrettes abgelesen werden. Hier halten wir das Bälkchen einstweilen fest. Dies kann entweder mit der Hand geschehen oder mit Hilfe einer besonderen Vorrichtung zum Loslassen, die ich in der Zeichnung, um Verwirrung zu vermeiden, fortgelassen habe. Jetzt wird die Elfenbeinplatte in ihrem Falze vorgeschoben, wie weit, hängt davon ab, eine wie breite Stelle derselben benutzt werden soll. Darauf wird das Bälkchen freigelassen. Es beginnt seine Schwingung in der Richtung des Pfeiles bei c , und kommt mit einer gewissen, aus lauter bekannten Grössen berechenbaren Geschwindigkeit bei m an. Die Spitze des Contactfederchens läuft zunächst an der Abschrägung der Elfenbeinplatte auf, gleitet dann über ihre Oberfläche und folglich eine gewisse Wegstrecke über Messing. Diese Wegstrecke können wir berechnen aus der Lage der Platte im Falze. Wir wissen also schliesslich die Zeit, während welcher die Spitze der Feder auf Messing verweilt. Sie geht nun weiter, gleitet an der Abschrägung rechter Hand wieder ab. Nun würde das Bälkchen, nachdem es seine Schwingung rechts von ms vollendet hat, wieder umkehren, und es würde das Contactfederchen steil auf die Abschrägung der Elfenbeinplatte stossen. Hierzu lässt man es aber nicht kommen, sondern hält das Bälkchen, sowie es die eine Schwingung vollendet hat, fest, entweder einfach mit der Hand, oder mit Hilfe einer besonderen Sperrung, die ich

in der Figur wie die Auslösung ganz weggelassen habe. Soll jetzt ein zweiter Versuch folgen, so wird erst das Elfenbeinplättchen zurückgezogen, das Bälkchen wieder zurückgeführt, dann das Plättchen vorgeschoben, und man kann abermals das Bälkchen von einer bestimmten Anfangselongation loslassen. Selbstverständlich sind bei einem wirklichen Versuche die Drähte d und d_1 durch mehr oder weniger Zwischenstücke mit den beiden Polen einer galvanischen Kette verbunden, und der zu untersuchende Nerv bildet irgendwo einen Theil der Leitung. Wäre beispielsweise d mit dem Platinende d_1 mit dem Zinkende einer Grove'schen Batterie verknüpft, so würde der Strom, so lange f mit m in Berührung ist, fließen von d in das senkrechte Säulchen, von da durch das wagerechte Stück p zur Spiralfeder Sp , dann zum Bälkchen bb_1 durch das Federchen f zum Messingplättchen m und endlich durch den Draht d_1 zur Batterie zurück.

In der zunächst vorliegenden Untersuchung kommt es nun darauf an, in einer ganzen Versuchsreihe alle übrigen Bedingungen, insbesondere die Stromdauer constant zu halten und bloss die Stromstärke von Versuch zu Versuch abzuändern. Dieser Zweck wurde nach der von du Bois-Reymond in die Physiologie eingeführten Methode der Stromverzweigung erreicht. Dem Theile der Stromleitung nämlich, welche den Nerven enthielt, ist eine Nebenschliessung beigeordnet. Ihr Widerstand kann in bekanntem Maasse willkürlich verändert werden, indem sie einen Stöpselrheostaten von Siemens und Halske enthält, welcher jeden Widerstand, dessen Werth in der bekannten Siemens'schen Einheit durch eine ganze Zahl von vier Ziffern ausdrückbar ist, in wenigen Secunden herzustellen gestattet. Bekanntlich ist bei dieser Einrichtung die Stromstärke in der Hauptschliessung (so nenne ich den die Nervenstrecke enthaltenden Theil der Leitung) ziemlich genau proportional dem Widerstande in der Nebenschliessung, wenn dieser sehr klein ist gegen den Widerstand sowohl in der Hauptschliessung als in der Stammleitung — mit diesem Ausdrucke bezeichne ich den unverzweigten Theil der Leitung, welcher die galvanische Batterie enthält. Diese Bedingung war in meinen Versuchen allemal erfüllt. Die höchsten Werthe des Widerstandes in der Nebenschliessung, welche in Betracht kamen, betragen nämlich etwa 1500 bis 1800 Siemens'sche Einheiten. In der Stammleitung war aber ein Widerstand von wenigstens 40,000 Einheiten, bedingt durch die Kette selbst und ein eigens zum Zwecke der Widerstandsvergrößerung zwischen amalgamirten Zinkelektroden eingeschaltetes, mit Zinkvitriollösung gefülltes enges Glasröhrchen. Der Widerstand im Hauptkreise betrug ebenfalls mindestens 40,000 Einheiten. Hier bietet selbstverständlich schon die durchflossene Nervenstrecke einen sehr beträchtlichen Widerstand, wozu sich noch der von zwei unpolarisirbaren Elektroden addirt, und dadurch erwächst mindestens die genannte Summe, wovon ich

mich durch wiederholte Prüfung nach der Methode der Wheatstone'schen Brücke überzeugt habe.

Ueber die Einrichtung meiner unpolarisirbaren Elektroden erlaube ich mir noch einige Worte zu sagen, da dieselbe namentlich in ihrer letzten Gestalt, glaube ich, noch bequemer ist, als die von du Bois-Reymond unter dem Namen der Thonstiefel in die physiologischen Laboratorien eingeführte. Zu den in diesem Abschnitte zu beschreibenden Versuchen hat meist folgende Einrichtung gedient. Ein Zinkstreifen ist mit einem amalgamirten Ende eingekittet in ein Glasröhrchen, welches darüber noch etwa einen Finger breit vorragt. Das Glasröhrchen ist mit Zinkvitriollösung gefüllt. In dem offenen Ende steckt ein mit ganz verdünnter Kochsalzlösung getränktes Fliesspapierröllchen und dies ragt ein wenig frei hervor. Mit dieser ganz verdünnten Lösung darf man wie du Bois-Reymond gezeigt hat, den Nerven dreist in Berührung bringen, ohne chemische Reizung besorgen zu müssen. Das aus der Glasröhre auf der anderen Seite hervorragende nicht amalgamirte Ende des Zinkstreifens ist an ein Messingstängelchen unter rechtem Winkel angelöthet. Liegt das letztere wagrecht, so steht das aus Zinkplättchen, Glasröhre und Papierröllchen gebildete Stück senkrecht aufwärts.

In der letzten Zeit habe ich die Einrichtung noch mehr vereinfacht und glaube dieselbe allen, welche elektrische Reizversuche anstellen, aufs Wärmste empfehlen zu dürfen. An ein vierkantiges Messingstängelchen ist unter rechtem Winkel ein Zinkstängelchen angelöthet. Dies ist am aufwärts gekehrten freien Ende amalgamirt. Hier ist ein passend zugeschnittenes, ganz kleines Blöckchen porösen gebrannten Thons mit seidener Schnur angebunden, so dass es das Zinkende überragt. Das Thonblöckchen wird mit Zinkvitriollösung getränkt und dann mit einem vierfach zusammengelegten Stück Fliesspapier bedeckt, das mit zweiprocentiger Kochsalzlösung befeuchtet ist. Auf eine Reihe solcher Elektroden kann man nun bequem einen Nerven ausbreiten. Ich habe sechs dergleichen machen lassen, die Zinkstangen sind ein- für allemal durch einen Holzklotz gesteckt, worin sie sich vor- und rückwärts verschieben lassen. Durch geeignete rechtwinklige Knickungen der Messingstangen ist dafür gesorgt, dass bei allen Verschiebungen die Elektrodenenden stets alle in einer geraden Linie bleiben und sich nur in jede beliebige Entfernung von einander bringen lassen. Wird der Holzklotz in passender Weise an dem Gestelle des Myographion angeschraubt, so liegen die Messingstangen alle in einer wagerechten Ebene, die Zinkstangen stehen senkrecht aufwärts und ihre mit den oben beschriebenen Theilen versehenen Enden ragen durch einen Schlitz in der Grundplatte in die feuchte Kammer des Myographion hinauf, woselbst der Nerv über zwei oder mehrere ausgebreitet wird.

Der Plan einer Versuchsreihe ergibt sich jetzt von selbst. Zunächst wird

die Stromleitung angeordnet, was in verschiedener Weise geschehen kann, etwa folgendermaassen: In der Stammleitung befindet sich eine Batterie von sechs kleinen Grove'schen Elementen, das Glasröhrchen mit Zinklösung zur Vermehrung des Widerstandes und der Spiralarheotom, so will ich den Fig. 1 dargestellten Apparat bezeichnen. Der letztere könnte auch in die Hauptschliessung eingeschaltet werden, da es ja nur darauf ankommt, den in ihr fliessenden Stromzweig in bestimmten Augenblicken in Gang zu bringen und wieder zu unterbrechen. Macht man diese Anordnung, so ist natürlich der Stammstrom fortwährend im Gange, was für die Constanz der Kette weniger vortheilhaft ist und einen unnützen Zinkverbrauch mit sich bringt. Ich ziehe daher vor, den Rheotom in die Stammleitung zu schalten, so dass der ganze Strom nur während der kurzen Zeiten im Gange ist, wo das Federchen auf dem Messingplättchen ist. Die Hauptschliessung besteht bloss aus der Nervenstrecke den unpolarisirbaren Elektroden und zwei Drahtstücken, welche die Elektroden mit den beiden Enden der Stammleitung verknüpfen. Die Nebenschliessung wird gebildet aus dem Rheostaten und zwei möglichst kurzen dicken Drahtstücken, um die Enden desselben mit den Enden der Stammleitung zu verknüpfen. Diese unvermeidlichen Verbindungsstücke müssen möglichst wenig Widerstand bieten, damit man berechtigt ist, den Widerstand des Rheostaten für den der ganzen Nebenschliessung gelten zu lassen.

Ist Alles soweit vorbereitet, so wird der Muskel im Myographion an seinem Platze befestigt und das Rähmchen mit der Sehne verbunden. Der Nerv wird so über die beiden Elektroden gelegt, dass der Strom die intrapolare Strecke absteigend durchströmt. Für unseren gegenwärtigen Zweck ist nur diese Stromrichtung brauchbar. Wir wollen ja die Erregungsgrösse messen durch die Muskelzuckung, wir müssen also dafür sorgen, dass die Erregungswelle so viel als möglich, wie sie entsteht, auch zum Muskel gelangt. Dies können wir aber nur bei einem absteigend gerichteten Stromstoss erwarten. Dabei entsteht die Erregungswelle im Augenblicke des Schlusses am unteren Ende der intrapolaren Strecke und hat also, um zum Muskel zu gelangen, kein von der Stromwirkung modificirtes Stück des Nerven zu durchsetzen. Das ist es, was wir brauchen. Allerdings sollte nach den bisher in der Nervenphysiologie geläufigen Vorstellungen am Ende des Stromstosses noch eine Erregungswelle in der Gegend der oberen Elektrode entstehen, die auch noch ihren Beitrag zur beobachteten Zuckung liefern könnte, und dieser Beitrag würde kein Maass sein für die ursprüngliche Stärke der Erregungswelle, da dieselbe die durch die Stromwirkung modificirte Nervenstrecke passiren muss, um zum Muskel zu gelangen. Auf diesem Wege aber kann die Erregungswelle bis zu gänzlichem Verschwinden gebracht werden, wie dies ja in der Regel bei der Oeffnung starker absteigender Ströme der Fall ist. Diese zweite Erregungswelle entsteht nun aber, wie

in einem folgenden Abschnitte gezeigt werden wird, bei einem sehr kurz dauernden Stromstosse gar nicht. Wir haben es dabei jedesfalls nur mit der Erregungswelle durch Entstehen des Katelektrotonus zu thun, die, wenn der Strom absteigend gerichtet ist, eben bloss von extrapolaren Nervenstrecken zum Muskel fortgepflanzt wird.

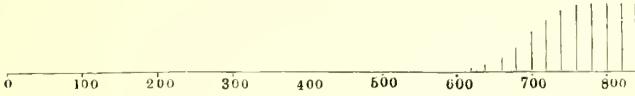
Liegt jetzt der Nerv richtig auf den Elektroden in der feuchten Kammer, so kann die Versuchsreihe beginnen. Man wählt eine bestimmte Lage des Plättchens im Spiralrheotom und eine bestimmte Anfangslage des Bälkchens desselben, die in allen Versuchen einer Reihe beibehalten werden. Den Rheostaten stellt man auf einen bestimmten Widerstand, z. B. 100, und lässt den Stromstoss wirken. Wir wollen annehmen, es gebe keine Zuckung. Nun wird der Widerstand durch Ausziehen der betreffenden Zapfen des Rheostaten verdoppelt, wiederum der Rheotom von derselben Anfangslage in Bewegung gesetzt. Es soll wiederum keine Zuckung entstehen. Jetzt wird der Widerstand verdreifacht und der Versuch wiederholt u. s. f. Wird der Widerstand und folglich auch die Stromstärke von Versuch zu Versuch immer um denselben Betrag vermehrt, bis die Zuckungen trotz weiteres Wachstums der Stromstärke constant bleiben, dann kann natürlich die Versuchsreihe abgebrochen werden, denn ihre Fortsetzung würde nichts Neues lehren. Oefters habe ich nur zum Schlusse der Reihe dann noch eine Zuckung mit gänzlicher Unterbrechung der Nebenschliessung hinzugefügt, d. h. mit der grössten Stromstärke, welche die Apparate gestatteten, um mich zu überzeugen, dass die merklich constant bleibenden Zuckungen wirklich maximale waren. Man begreift leicht, dass es zweckmässig ist, in verschiedenen Versuchsreihen die Stromstärke um verschiedene Beträge von Versuch zu Versuch steigen zu lassen. Ist der Nerv sehr reizbar, so wird ein kleiner Betrag zweckmässig sein, bei trägerem Nerven ein grösserer. Die mitzutheilenden Versuchsreihen selbst geben hierzu Beispiele.

Die Ergebnisse meiner Versuche übersieht man am bequemsten in graphischer Darstellung. Ich will daher einige Versuchsreihen in dieser Form geben. Die Abscissen sind die Stromstärken, gemessen durch die Anzahl von Widerstandseinheiten des Rheostaten. Die Ordinate ist die Muskelarbeit, welche bei einem absteigenden Stromstoss von der durch die Abscisse dargestellten Stärke geleistet wird. Als Ordinate habe ich die auf der Myographionplatte verzeichneten Striche in ihrer Originalgrösse direct verwandt. Die nachfolgenden Figuren sind also wesentlich nichts als Copien der bei den Versuchsreihen auf der Myographionplatte entstehenden Zeichnungen.

Betrachten wir Fig. 2, welche eine mit dem *m. gastrocnemius* des Frosches angestellte Versuchsreihe darstellt. Jedes Millimeter Abscissenlänge entspricht 10 Widerstandseinheiten in der Nebenschliessung und mithin 10 Einheiten der Stromstärke in der Hauptschliessung, wenn diese Einheit passend gewählt wird. Der Ursprung der Abscissen ist der Anfangspunkt der Grundlinie in der Figur und

ist mit 0 bezeichnet. Je hundert Einheiten sind an der Grundlinie durch ein Strichelchen unten abgetheilt und mit der betreffenden Zahl bezeichnet. Die Stromdauer war in den Versuchen dieser Reihe ungefähr 0,003". Man sieht zunächst, dass für alle Stromstärken unter 620 Einheiten bei dieser Reizungsart gar keine Zuckung zu Stande kommt. Für alle Stromstärken über 760 Einheiten liefert die Reizung

Fig. 2.

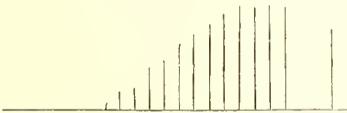


maximale Zuckungen. Bei der Stromstärke 620 ist die erste Spur einer Zuckung aufgetreten, und nun folgen immer grössere Zuckungen bei den Stromstär-

ken 640, 660 etc., deren jede folgende die vorhergehende um 20 Einheiten übertrifft. Der erste Blick auf die wachsenden Ordinaten lässt das Gesetz ihres Wachstums deutlich erkennen. Ihre oberen Enden liegen nämlich offenbar fast genau in einer geraden Linie. Das heisst in Worten ausgedrückt: Die Differenzen der Muskelarbeiten sind den Differenzen der Stromstärken oder der Reizwerthe proportional. Wir können nicht sagen, die Muskelarbeiten sind den Reizwerthen proportional, weil die Muskelarbeit Null einem endlichen Reizwerthe entspricht. Wir können aber sagen, die Muskelarbeit wächst dem Wachsthum des Reizwerthes proportional. Das Wachsthum der Muskelarbeit geht nun in constantem Maasse bis zu einem gewissen Werthe, um dann plötzlich aufzuhören.

Eine noch viel vollkommenere Versuchsreihe ist in Fig. 3 dargestellt. Hier kann man mit einem mässig starken Bleistiftstrich die sämtlichen Endpunkte der

Fig. 3.

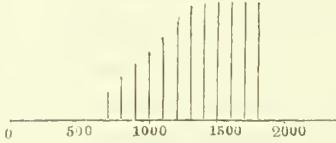


wachsenden Ordinaten zudecken. Diese Versuchsreihe war noch weiter fortgesetzt worden, indem der Muskel noch wenigstens 50 maximale Zuckungen mit immer wachsenden Stromstärken ausgeführt hat. Diese Maximalzuckungen zeigten eine sehr regelmässige allmähliche Abnahme als Folge der

Ermüdung, die letzte derselben ist in Fig. 3 noch mit dargestellt durch die einzeln stehende Ordinate rechts. Leider bin ich nicht im Stande, für diese Versuchsreihe die Specialbedingungen anzugeben. Die Aufzeichnungen darüber sind mir verloren gegangen. Ich kann also namentlich nicht sagen, wo in der Abscissenaxe der Nullpunkt der Reizgrössen hinzusetzen wäre, und welcher Reizstärke die erste merkbare, welcher die erste maximale Zuckung entspricht. Daran ist aber gar nicht zu zweifeln, dass hier, wie in allen analogen Versuchsreihen, der Nullpunkt der Abscissen weit links zu setzen ist von dem Punkt, wo die Ordinaten anfangen merkliche Werthe zu bekommen.

Eine andere sehr gelungene Versuchsreihe ist in Fig. 4 dargestellt. Die Dauer des Stromstosses betrug hier wiederum etwa 0,003". Der Maassstab der die Reizgrössen darstellenden Abscissen ist kleiner als in Fig. 2. Man sieht aus den an der

Fig. 4.



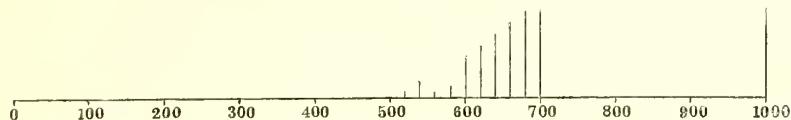
Grundlinie angeschriebenen Zahlen, dass hier jedes Millimeter Abscissenlänge 50 Widerstandseinheiten in der Nebenschliessung repräsentirt.

Die den Abscissenwerthen 700, 800 etc. bis 1300 entsprechenden Ordinaten fügen sich dem Gesetze des proportionalen Wachsthumms mit einer überraschenden Genauigkeit. Dagegen widerspricht es dem zu erweisenden Gesetze, dass für die Reizwerthe 500 und 600 keine Zuckungen erfolgt sind. Offenbar wäre für die Stromstärke 600 ein Wurf des Schreibstiftes auf etwa 1,6 Millimeter Höhe und für die Stromstärke 500 vielleicht eine Spur von Zuckung zu erwarten gewesen. Gleichwohl nehme ich keinen Anstand, die vorliegende Versuchsreihe für eine vorzügliche Bestätigung des Gesetzes zu erklären, indem ich das Ausbleiben der Zuckung bei der Stromstärke 600 angesichts der beiden schon mitgetheilten Reihen für eine zufällige Unregelmässigkeit halte. Ja ich möchte behaupten, dass manches Gesetz der physikalischen Elektrizitätslehre, das mit Recht für unumstösslich gilt, sich nicht so scharfer experimenteller Bestätigungen erfreut, als unser physiologisches Gesetz durch die vorliegende Reihe.

Auf zufällige Unregelmässigkeiten muss man bei physiologischen Versuchen immer gefasst sein, wo stets unzählige Bedingungen, über die man nicht Herr ist, im Spiele sind. Ich will nur an eines erinnern. Wie leicht kann sich während der Versuchsreihe der Zustand des Nerven ändern. Dann werden einzelne Zuckungen aus der Reihe fallen, sei es, dass sie grösser, sei es, dass sie kleiner erscheinen, als es das Gesetz fordert. Man wird daher keinen Einwand gegen die allgemeine Gültigkeit des Gesetzes auf den Umstand gründen können, dass nicht jede Versuchsreihe vollkommen gelingt. Im Gegentheil können die misslungenen Versuchsreihen oft gerade als die allerschlagendsten Bestätigungen des Gesetzes dienen. Ich werde daher auch noch ein Paar solche mittheilen. Sehr lehrreich ist die durch Fig. 5 dargestellte. Die fünf Zuckungen für die Stromstärken 560, 600, 620, 640, 660, 680 fügen sich dem Gesetze mit einer Genauigkeit, deren Anblick jedem du Bois' Worte ins Gedächtniss rufen wird, dass der Froschmuskel unter Umständen mit der Regelmässigkeit einer Maschine wirkt. Man lege ein Lineal an die Endpunkte der Zuckungen und man wird finden, dass nur die zur Abscisse 660 gehörige eine Spur unter der Linie bleibt, was recht wohl durch eine kleine Unregelmässigkeit in der Russschicht der Myographionplatte erklärt werden könnte. Ferner sind die maximalen Zuckungen für die Stromstärke 680, 700, 1000 so genau gleich, als wären

sie mit dem Zirkel abgemessen. Dagegen fallen die Zuckungen für die Stromstärke 520, 540, 580 ganz entschieden aus der Reihe. Die ersten beiden bilden aber gleichsam eine kleine Reihe für sich. Offenbar war zur Zeit dieser Zuckungen die Erreg-

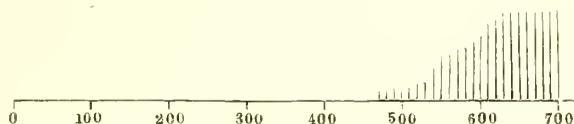
Fig. 5.



barkeit grösser, sank dann auf einen Werth, den sie constant beibehielt. Das Herausfallen der Zuckung für die Stromstärke 580 aus der Reihe dürfte endlich auf irgend eine unbekannte Zufälligkeit zu schieben sein.

Eine andere misslungene und doch lehrreiche Versuchsreihe ist in Fig. 6 dargestellt. Hier wogte offenbar während der Versuchsreihe die Erregbarkeit auf und

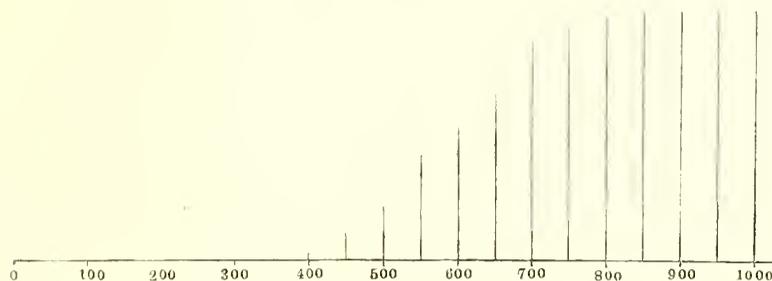
Fig. 6.



ab. Am grössten war sie zu den Zeiten, als die Zuckungen für die Stromstärken 470, 550 und 580 gemacht wurden, kleiner war sie zu den Zwischenzeiten.

Endlich will ich noch eine Versuchsreihe Fig. 7 hersetzen, die nicht am Gastrocnemius, sondern an der Muskelgruppe angestellt ist, die an der hinteren Seite des Oberschenkels liegt. Die Zuckungen sind daher bedeutend grösser als die vom Gastrocnemius gemachten. Die Abweichung vom Gesetze ist hier die, dass es scheint, als wüchsen mit zunehmender Stromstärke die Zuckungen in der Gegend der

Fig. 7.



Abscissenwerthe 500 bis 700 rascher, dann aber langsamer, um nur ganz allmählich mit der Stromstärke 950 das Maximum zu erreichen. Dies ist aber vielleicht nicht der richtige Ausdruck des Sachverhaltes. Ich glaube vielmehr, dass wir es hier mit einer häufig beobachteten Erscheinung zu thun haben, die vor einigen Jahren von H. Munk zum Gegenstande einer besonderen Untersuchung gemacht ist. Bei sehr frischen Froschpräparaten nimmt nämlich sehr oft die Erregbarkeit eine Zeit lang in regelmässiger Weise zu, und dies zeigt sich auch in einer Zunahme des Zuckungsmaximums. Ich glaube nun, dass die vorliegende Versuchsreihe in ein solches Stadium fällt. Es konnte daher die Zunahme der Zuckungen im Bereiche der Stromstärken von 400 bis 700 annähernd nach dem Gesetze der Proportionalität erfolgen, wie es in der That augenscheinlich der Fall war, da ja ganz wohl die Zunahme der Erregbarkeit mit der Zunahme der Stromstärken ungefähr gleichen Schritt halten konnte. Ich vermuthe ferner, dass die Zuckung für die Stromstärke 700 bereits eine maximale war und dass die folgenden Zuckungen nicht deshalb grösser waren, weil sie durch grössere Stromstärken erhalten wurden, sondern weil eben das Zuckungsmaximum selbst noch im Wachsen war. Diese Vermuthung gründet sich auf den in der Figur sofort ersichtlichen Umstand, dass die Function, welche die Muskelarbeit abhängig von der Stromstärke darstellt, für den Werth 700 der Urvariablen eine Unterbrechung der Stetigkeit erleidet. Denkt man sich nämlich die Ordinatenendpunkte durch eine Curve verbunden, so hat dieselbe offenbar in dem Punkte über den Abscissenwerth 700 einen auffallenden Knick in demselben Sinne, wie ihn alle meine Curven an der Stelle zeigen, wo das Zuckungsmaximum erreicht wird.

Sprechen wir das durch die mitgetheilten Versuche erwiesene Gesetz noch einmal zusammenhängend aus:

Die Muskelarbeit ist Function der Stärke eines während einer bestimmten kurzen Zeit den Nerven durchfliessenden elektrischen Stromes. Diese Function hat den Werth Null für alle Werthe der Stromstärke, welche unter einer gewissen endlichen messbaren Grenze liegen. Wächst die Stromstärke über diese Grenze hinaus, so wächst der Werth der Function von Null an continuirlich und proportional dem Wachsthum der Stromstärke. Ueberschreitet die Stromstärke einen gewissen Werth, so hört das Wachsthum der Muskelarbeit plötzlich discontinuirlich auf, und sie behält für jeden grösseren Werth der Stromstärke den in proportionalem Wachsen erreichten Maximalwerth.

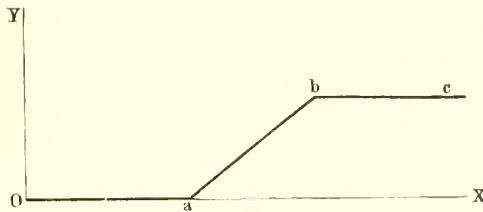
Die Unterbrechung der Stetigkeit im Gange der Function, da, wo sie ihren Maximumwerth erreicht, ist wohl nur scheinbar. Wenn man wirklich unendlich

kleine Differenzen der Stromstärke in Anwendung bringen könnte, so würde wahrscheinlich eine kleine Abrundung an die Stelle des Knickes in der Curve der Zuckungen treten. Erweisen lässt sich aber diese Vermittelung der Stetigkeit nicht.

Das erwiesene Gesetz ist ganz verschieden von dem, welches man erwarten durfte und das auch vermuthungsweise schon öfter ausgesprochen ist. Man hat sich wohl stets die Abhängigkeit der Muskelarbeit von der Reizstärke so gedacht, dass erstens die Muskelarbeit nur Null ist, wenn der Reiz Null ist, und dass unendlich kleinen Reizwerthen unendlich kleine Werthe der Muskelarbeit entsprechen. Wir finden im Gegentheil, dass die Muskelarbeit den Werth Null hat für einen endlichen Theil der Scala der Reizstärken und dass die Muskelarbeit erst positive unendlich kleine Werthe erhält für endliche angebbare und messbare Werthe der Reizstärke. Man hat sich ferner stets gedacht, dass die Muskelarbeit mit wachsender Reizstärke anfangs schnell und dann immer langsamer wächst, dergestalt, dass die Muskelarbeit sich ihrem Maximalwerth ganz allmählich — asymptotisch — näherte. Ich selbst hätte zehn gegen eins gewettet, dass es sich so verhalten müsste, und war nicht wenig überrascht, als ich fand, dass die Muskelarbeit, so lange sie überhaupt wächst, mit constanter Geschwindigkeit wächst, d. h., dass ihr Wachsthum dem Wachsthum der Reizstärke proportional geht und dass endlich die maximale Muskelarbeit nicht allmählich und asymptotisch erreicht wird, dass mit anderen Worten das Wachsen der Muskelarbeit nicht allmählich, sondern ganz plötzlich aufhört.

Um die Einzelheiten unseres Gesetzes bequemer auszudrücken, wäre es vortheilhaft, dasselbe mathematisch zu formuliren. Bezeichnen wir daher die Muskelarbeit durch y , die Stromstärke durch x . Die in unserem Gesetze ausgesprochenen Eigenschaften der Function $y = f(x)$ gestatten es nicht, sie vollständig durch einen geschlossenen algebraischen Ausdruck darzustellen, weil ihr Verlauf zweimal unstetig wird. Die Curve, welche den Gang unserer Function graphisch darstellt (siehe die

Fig. 8



dick ausgezogene geknickte Linie $Oabc$ in Fig. 8), besteht aus drei in Winkeln zusammenstossenden Stücken, nämlich aus einem Stück Abscissenaxe Oa , einer schräg

ansteigenden Geraden ab und einer von b aus in inf. zur Abscissenaxe parallelen Geraden. Diese Curve $Oabc$ lässt sich wie gesagt nicht durch eine gewöhnliche Gleichung zwischen den Coordinaten darstellen. Zwar hat die Analysis auch Ausdrücke für solche Functionen, ihre Anwendung würde uns aber hier nicht weiter fördern. Wir wollen lieber die einzelnen Abtheilungen im Verlaufe unserer Function durch besondere Gleichungen darstellen, mit dem Vorbehalt, dass jede nur für solche Werthe von x gilt, die zwischen gewissen Grenzen liegen. Wir wollen den grössten Werth der Stromstärke, welcher noch keine Zuckung liefert, mit a bezeichnen, und im Anschluss an einen Ausdruck Fechner's, den „Schwellenwerth“ des Reizes nennen; den kleinsten Werth der Stromstärke, welcher eine Maximalzuckung liefert, bezeichnen wir mit b . Dann haben wir 1) $y = 0$ für alle Werthe von x , grösser als Null und kleiner als a , 2) $y = A(x - a)$, wo A eine Constante, für alle Werthe von x grösser als a und kleiner als b , endlich 3) $y = h$, wenn wir das Maximum der Zuckung h nennen, für alle Werthe von x grösser als b .

Besonderes Interesse haben nun für uns die in den Gleichungen vorkommenden Constanten A , a , h und b , denn sie hängen offenbar mit wesentlichen Eigenschaften der Nerven- und Muskelsubstanz zusammen. Die absoluten Werthe von A , a , b , h hängen zwar ausserdem auch von der Wahl der in Betracht kommenden Maasseinheiten ab, indessen können doch gewisse Beziehungen zwischen diesen Grössen von einigen oder allen Maasseinheiten unabhängig werden und dann gewisse Eigenschaften des Nervmuskelpreparates an sich darstellen. Ja es ist die Hoffnung nicht ganz abzuweisen, hier auf Beziehungen zu stossen, die von der Besonderheit des Präparates unabhängig sind und ganz allgemeine Grundeigenschaften der Nerven- und Muskelsubstanz überhaupt darstellen. Es scheinen mir zunächst zwei Beziehungen von Interesse. Betrachten wir erstlich das Produkt $A \cdot a$. Es hängt offenbar nicht mehr ab von der Maasseinheit der Abscissenwerthe, d. h. der Stromstärken, und ist eine Grösse von der Gattung der Ordinaten. Diese Grösse ist leicht geometrisch zur Anschauung zu bringen, man braucht nur die Gerade, welche die Endpunkte der wachsenden Ordinaten verbindet nach unten zu verlängern, sie schneidet dann von einem im Nullpunkt zur Abscissenaxe abwärts errichteten Perpendikel ein dem Produkte $A \cdot a$ gleiches Stück ab. Es wäre wohl der Mühe werth zu untersuchen, ob diese Grösse vielleicht constant ist für ein und dasselbe Präparat in verschiedenen Zuständen und selbst für verschiedene Präparate, wenn ihre Muskeln genau dieselben Abmessungen haben, und man sie an demselben immer gleich belasteten Myographion arbeiten lässt. Diese letzteren Bedingungen muss man natürlich stellen, denn ohnedas kann man auch nicht bei gleichem Zustande und gleichem Reize gleiche Zuckungen erwarten. Constanz des Productes $A \cdot a$ würde bedeuten: Das Wachsen der Muskelarbeit mit wachsender Reizstärke geschieht in demselben

Maasse langsamer, als es später beginnt; oder man könnte sagen, der Schwellenwerth des Reizes (a) sei die natürliche Maasseinheit der Reizgrössen, und alle Reizwerthe, welche mit dieser Maasseinheit gemessen durch dieselbe Zahl ausgedrückt würden, brächten gleiche Arbeit hervor.

Messen wir das Produkt Aa in den Figuren 2, 5, 6, so schwankt sein Werth zwischen 36 und 50 Millimeter. Zwischen dieselben Grenzen fällt er bei einer anderen gelungenen Versuchsreihe, die ich nicht mitgetheilt habe, für welche der Schwellenwerth des Reizes bedeutend höher lag als für die mitgetheilten Reihen. Das könnte nun allenfalls zu Gunsten der Constanz des Productes Aa gedeutet werden, wenn nicht die in Fig. 4 dargestellte Reihe, die doch eigentlich auch mit den anderen vergleichbar sein sollte, ein gar zu abweichendes Ergebniss lieferte.

Ich kann daher für den Augenblick nichts Entscheidendes über die angeregte Frage sagen. Vielleicht werde ich später einmal eigens auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen anstellen, wenn er nicht inzwischen von Anderen erledigt wird. Zunächst wären meiner Meinung nach die Werthe des Productes Aa zu vergleichen für verschiedene Ermüdungsstufen eines und desselben Muskels.

Eine zweite Grösse, die sich der näheren Betrachtung darbietet, ist das Verhältniss zwischen dem Intervall der Reizskala ($b - a$), innerhalb dessen das ganze Wachsthum der Muskelarbeit fällt, und dem Intervalle ($a - o$), in welches gar keine Muskelarbeiten fallen, mit anderen Worten, der Quotient $\frac{b-a}{a}$. Er ist eine absolute Zahl und von allen Einheiten unabhängig. Man ist daher berechtigt, seinen Werth zu vergleichen, ohne Rücksicht auf die Einrichtung des Apparates und der Grösse des Muskels. Man überzeugt sich schon durch einen oberflächlichen Blick auf unsere Figuren, dass dieser Quotient für die verschiedenen Präparate sehr verschiedene Werthe annimmt. Sein Werth muss also eine Eigenschaft des besonderen Präparates charakterisiren, und es wäre noch zu erforschen, ob und wie diese etwa mit anderen bekannten Eigenschaften desselben zusammenhängt.

Ich knüpfte im Eingange dieser Abhandlung das Hauptinteresse der vorliegenden Untersuchung an das Problem, die Nervenregung als Function des Reizes darzustellen. Es zeigte sich aber bald, dass dies Problem noch keineswegs als gelöst anzusehen ist, wenn man die Muskelarbeit als Function des Reizes dargestellt hat. So mussten wir, ehe wir die jetzt gewonnenen Resultate kannten, vom rein mathematischen Standpunkte aus schliessen. In der That bezeichnen wir die Reizstärke mit ϱ , die Stärke der Nervenregung mit ε und die Muskelarbeit mit λ . So ist $\varepsilon = \varphi(\varrho)$ eine gewisse Function von ϱ , es ist zweitens $\lambda = \chi(\varepsilon)$ eine gewisse andere Function von ε und folglich ist $\lambda = \chi[\varphi(\varrho)]$ eine gewisse dritte Function von ϱ , die

wir auch mit einem Zeichen $f(\varrho)$ schreiben können. Ist nun $f(\varrho)$ gegeben, so ist damit gar nichts über die Natur von $\varphi(\varrho)$ ausgesagt, vielmehr könnte sie rein mathematisch betrachtet jede beliebige Form haben; aber wenn $f(\varrho)$ gegeben ist, so ist damit eine Beziehung zwischen der Form von $\varphi(\varrho)$ und $\chi(\varepsilon)$ festgestellt. Mehr als eine solche Beziehung zwischen diesen zwei im Einzelnen unbekanntem Functionen liefert das Ergebniss unserer Versuche zunächst auch nicht. Aber es fordert eine Beziehung so eigenthümlicher Art, dass kein Zweifel mehr bleiben kann, welches die Form der Functionen $\varphi(\varrho)$ und $\chi(\varepsilon)$ in Wirklichkeit ist. Betrachten wir nämlich den veränderlichen Theil des Ganzen unserer Function, so können wir ihn schreiben $\chi = A.R$, wenn wir die neue Variable $R = \varrho - a$ (siehe Gleichung 2 Seite 16) einführen. Wählen wir jetzt für φ irgend eine willkürliche Form, z. B. $\varphi(R) = \log.c R$, so müssen wir nothwendig der Function χ die inverse Form geben, d. h. es muss $\lambda = \chi(\varepsilon) = c_1 . e^\varepsilon$, denn nur in diesem Falle wird $\lambda = A.R$ und zwar muss das Produkt der beiden Coëfficienten $c c_1 = A$ sein. Ebenso würde die Form $\varepsilon = c . R^{\frac{1}{n}}$ zu der inversen Form für $\chi(\varepsilon)$ führen, d. h. es müsste sein $\lambda = c_1 . \varepsilon^n$, denn nur so käme wieder heraus $\lambda = A.R$, wenn wiederum das Produkt der beiden Coëfficienten $c c_1 = A$ wäre. Dass eine derartige Annahme, so sehr sie auch vom rein mathematischen Gesichtspunkte aus möglich ist, in Wirklichkeit geradezu absurd wäre, das leuchtet unmittelbar ein. Es ist somit bewiesen, dass die bestimmte Form $A.R$, welche wir für die Function $f(R)$ gefunden haben, auch die Formen der Functionen φ und χ unzweideutig feststellt. Es muss nämlich sein $\varepsilon = c . R$ und $\lambda = c_1 \varepsilon$ und das Produkt der beiden Coëfficienten $c c_1 = A$.

Die vorstehende Betrachtung lautet kurz zusammengefasst folgendermaassen: Da die Muskelarbeit von der Reizgrösse in so einfacher Weise abhängt, so ist nicht denkbar, dass die vermittelnden Abhängigkeiten der Muskelarbeit von der Nerven-erregung, und der Nerven-erregung vom Reiz eine verwickeltere Form haben.

Es zeigt sich also jetzt das Problem, auf dessen Lösung wir im Eingange fürs Erste verzichten mussten, sofort mit gelöst, sowie auch noch ein drittes, das wir gar nicht ausdrücklich gestellt hatten. Wir sehen die drei variablen Grössen Reiz, Erregung, Muskelarbeit in derartiger Abhängigkeit von einander, dass das Wachsen der einen proportional ist dem Wachsen einer jeden von den beiden anderen.

Die letzten Betrachtungen bezogen sich nun bloss auf das Stück vom Verlaufe der Functionen, in welchem eine wirkliche Veränderung aller Variablen Statt hat. Wir sahen aber den ganzen Verlauf der einen experimentell ermittelten Function $\lambda = f(\varrho)$ in drei un-stetig aneinander grenzende Stücke zerfallen und in zweien die Grösse λ einen constanten Werth behaupten, der für das eine dieser Stücke = 0,

für das andere $= h$ war. Es entsteht daher die überaus wichtige, aber eben so schwierige Frage, wo liegt die Ursache dieser Unstetigkeiten? in der Abhängigkeit der Nervenregung vom Reiz oder in der Abhängigkeit der Muskelarbeit von der Erregung? Leider sagen unsere Versuche über diese Frage, die offenbar das innerste Wesen der Molekularmechanik von Nerv und Muskel beschlägt, weder direct noch indirect etwas aus. Ich kann es mir gleichwohl nicht versagen, einige denkbare Möglichkeiten hier kurz zu erörtern. Offenbar sind an sich unter Beibehaltung der bisherigen Bezeichnungen folgende Fälle denkbar: 1) Die beiden Unstetigkeiten entspringen aus der Function φ . 2) Sie entspringen beide aus der Function χ . 3) Die eine entspringt aus der Function φ , die andere aus der Function χ ; der dritte Fall umfasst natürlich zwei Unterfälle.

Von den drei Annahmen dürfte wohl von vorn herein die zweite am plausibelsten sein. Genauer formulirt würde sie lauten: Die Function $\varphi(q) = \varepsilon$ geht ohne Unterbrechung der Stetigkeit und kann in ihrem ganzen Verlaufe dargestellt werden durch die Formel $\varepsilon = c \cdot q$, so dass unendlich kleinen Werthen von q unendlich kleine Werthe von ε entsprechen. Es würden freilich hiernach unendlich grossen Werthen von q unendlich grosse Werthe von ε entsprechen, die wohl der Natur der Sache nach nicht denkbar sind. Indessen können wir unbeschadet der Allgemeinheit diesen Theil des Verlaufes unserer Function ganz unerörtert lassen. Jedesfalls hätten wir uns vorzustellen, dass die Form $\varepsilon = c \cdot q$ für viel grössere Werthe von q als der oben durch b bezeichnete immer noch Geltung hätte. Die Function $\chi(\varepsilon) = \lambda$ hätten wir uns nun so beschaffen zu denken, wie oben die Function $y = f(x)$, d. h. diese Function hätte den Werth Null für alle Werthe von $\varepsilon < c \cdot a$. Sie hätte den constanten Werth h für alle Werthe von $\varepsilon > c \cdot b$ und sie hätte den variablen Werth $c_1(\varepsilon - c \cdot a)$ für alle Werthe von ε , welche grösser als ca und kleiner als cb sind. Die Abhängigkeit der Grösse λ von q würde damit die in den Versuchen erwiesene sein:

$$\lambda = c_1(\varepsilon - ca) = c_1(cq - ca) = cc_1(q - a),$$

wenn $cc_1 = A$ ist.

Die soeben näher entwickelte Annahme hat gewiss etwas überaus Ansprechendes. Ich für meinen Theil hielt sie für selbstverständlich, ehe mir die im folgenden Abschnitte mitzutheilenden Thatsachen bekannt waren. Es ist gewiss sehr wahrscheinlich, dass die überaus labilen Molekulargruppen des Nerven nur eines viel leichteren Anstosses bedürfen, um merklich in ihrem Gleichgewicht gestört („erregt“) zu werden, als die viel trägeren Muskelmoleküle.

Es ist ferner geradezu nothwendig, dass über ein gewisses nicht sehr bedeutendes Maass hinaus der Muskel mit einer Zuckung gar nicht arbeiten kann.

Es ist nun gar nicht ungereimt, anzunehmen, dass diese maximale Arbeit des Muskels schon durch eine verhältnissmässig kleine Nervenirregung ausgelöst wird, durch eine Erregung, welche noch lange nicht den höchsten Grad von Erregung darstellt, dessen der Nerv fähig ist. Auch der Umstand ist keineswegs mechanisch undenkbar, dass die Muskelarbeit, so lange sie überhaupt wächst, dem Wachsthum der sie auslösenden Nervenirregung genau proportional wächst.

Dass in der That die ganze anscheinend so paradox verlaufende Function, welche die Abhängigkeit der Muskelarbeit vom Nervenreiz erwiesenermaassen darstellt, keinem mechanischen Grundsatz widerspricht, würde sofort klar sein, so wie es uns gelänge, eine mechanische Vorrichtung zu ersinnen, welche nach demselben Gesetze wirksam ist. Es sei mir daher erlaubt, beispielsweise eine solche Vorrichtung hier anzugeben. Man denke sich parallel nebeneinander eine grosse Anzahl — etwa 100 — Pistolenläufe, alle mit gleicher Ladung. Auf jedem stecke hinten ein Zündhütchen und darüber eine Klappe, welche es zum Explodiren bringt, wenn sie mit einer gewissen Kraft niedergedrückt wird. Die sämmtlichen Klappen wollen wir uns in Charnieren drehbar und aufgerichtet denken. Sie stehen dann alle in einer Reihe und können durch einen Körper, welcher sich in der Richtung der Reihe bewegt, nacheinander niedergeworfen werden. In dieser Richtung stellen wir uns nun in einiger Entfernung von dem beschriebenen Geschütz einen anderen Lauf vor, dessen Ladung variabel zu denken ist, er soll mit N bezeichnet werden. Die aus ihm geschossene Kugel wird also die hundert Klappen nacheinander niederwerfen können. An jeder Klappe aber wird sie ein ganz bestimmtes Maass ihrer lebendigen Kraft einbüssen. Vor dem zuletzt gedachten Laufe N denken wir uns noch ein Brett aufgestellt von ganz bestimmter Stärke, dessen Durchdringung ein ganz bestimmtes Maass von lebendiger Kraft erfordert, und das die Kugel vorher durchdringen muss, ehe sie die Klappen erreicht. Der Leser hat schon errathen, dass in unserem Bilde das hundertläufige Geschütz den Muskel bedeuten soll, die lebendige Kraft der die Klappen niederwerfenden Kugel die Nervenirregung und die Ladung des Laufes N den Reiz. In der That hängt aber die Arbeitsleistung unseres hundertläufigen Geschützes von der Ladung des einzelnen Laufes N nach genau demselben sonderbaren Gesetze ab, nach welchem die Muskelarbeit von der Reizstärke abhängt. Natürlich muss man noch annehmen, dass die auslösende Kugel keine andere Widerstände findet als das Brett und die Klappen und dass sie keine Klappe überspringen kann. Bleibt nämlich jetzt die Ladung des Laufes N — sie heisse ϱ — unter einer gewissen Grenze — sie mag wieder mit a bezeichnet werden — so kommt die Kugel gar nicht zu den Klappen, sondern ihre lebendige Kraft genügt höchstens, das vorgestellte Brett zu durchbohren. Ist die Ladung des einzelnen Laufes N um ein Gewisses grösser als a , so kommt die Kugel noch mit einer gewissen Kraft zu den Klappen und drückt eine Anzahl derselben nieder, welche

genau proportional ist dem Ueberschuss der Ladung über den Werth a , da nach der Voraussetzung die Kugel für jede Klappe dasselbe Quantum Arbeit braucht. Eine diesem Ueberschuss $q - a$ genau proportionale Anzahl von Läufen unseres Geschützes werden also abgeschossen und mithin eine $q - a$ proportionale Arbeit schliesslich geleistet. Verstärken wir nun die Ladung des Laufes N immer mehr und mehr, so werden wir zu einer Grenze b kommen, wo die lebendige Kraft der auslösenden Kugel gerade ausreicht, alle hundert Läufe des Geschützes loszuschossen. Von dieser Grenze an hört dann die Arbeitsleistung ganz plötzlich auf zu wachsen. Eine noch so grosse Ladung des Laufes N kann immer höchstens bewirken, dass alle hundert Läufe abgeschossen werden, mag damit die lebendige Kraft der auslösenden Kugel gerade erschöpft sein, oder mag dieselbe mit einem noch so grossen Rest von Geschwindigkeit weiter fortfliegen.

Das für uns Wesentliche der beschriebenen mechanischen Vorrichtung fasst sich kurz dahin zusammen: Wir theilen einem Körper lebendige Kraft mit, dieser löst in einem anderen Körper lebendige Kraft aus; lassen wir die mitgetheilte lebendige Kraft von Null an wachsen, so ist anfangs die ausgelöste lebendige Kraft fortwährend Null, bis die mitgetheilte lebendige Kraft eine gewisse Grenze a erreicht, lässt man aber dieselbe weiter wachsen, so wird wirklich lebendige Kraft ausgelöst und zwar ein Quantum, welches genau proportional ist dem Ueberschuss der mitgetheilten lebendigen Kraft über den Grenzwert a . Dies proportionale Wachsen gilt für alle Werthe der mitgetheilten lebendigen Kraft, die grösser als a und kleiner als ein zweiter Grenzwert b sind, selbst für diejenigen, welche dem Werthe b unendlich benachbart sind. Das Wachsen der ausgelösten lebendigen Kraft hört also bei dem der Grenze b entsprechenden Werthe discontinuirlich auf. Wird nun auch noch so viel lebendige Kraft an den ersten Körper mitgetheilt, so wird doch immer nur so viel lebendige Kraft ausgelöst, wie wenn ein b gleiches Quantum lebendige Kraft mitgetheilt würde. Dies ist also ganz derselbe Fall wie beim Muskel.

Das soeben ausgeführte Bild scheint mir die Sache so hell zu beleuchten, dass man sich nur ungerne entschliessen wird, die ihm zu Grunde liegende Anschauung aufzugeben. Gleichwohl kann sie unmöglich ganz richtig sein. Allermindestens wird sie bedeutender Modificationen bedürfen, wenn sie sich auch den Thatsachen fügen soll, die wir im nächsten Abschnitte kennen lernen werden.

Zum Schlusse dieses Abschnittes will ich noch hinweisen auf eine Folgerung, welche unseren Versuchen ein erhöhtes Interesse verleiht. Wenn nämlich die Erregung der motorischen Nerven dem äusseren Reize proportional wächst, so dürfen wir wohl nicht zweifeln, dass dasselbe auch von den sensibelen gilt. Die Proportionalität zwischen Reiz und Erregungsgrösse bei den sensibelen Nerven ist aber ein unerlässliches Erforderniss für die Fechner'sche psychophysische Theorie. Fechner hat diese Proportionalität als von vorn herein nicht unwahrscheinlich angenommen

und dann vom Standpunkte seiner Theorie aus einige Gründe hinzugefügt, welche die Annahme noch wahrscheinlicher machen. Unsere Versuche geben derselben eine experimentelle Unterlage. Ich muss hier auch noch hervorheben, dass umgekehrt Fechner's Erörterungen auf unseren Gegenstand Licht werfen. Er bringt nämlich, wie gesagt, mancherlei Erwägungen bei, welche es wahrscheinlich machen, dass die Nervenregung der ganzen Reizgrösse proportional sei nicht dem Ueberschuss derselben über einen gewissen endlichen Werth. Alle diese Erwägungen sprechen natürlich auch für die Annahme, welche ich den letzten Betrachtungen zu Grunde gelegt habe, dass nämlich eine im Muskel, nicht eine im Nerven gelegene Ursache daran schuld ist, dass die unendlich kleinen Werthe der Muskelarbeit endlichen Werthen des Reizes entsprechen. Ein wenig ausführlicher habe ich mich im Schlusscapitel meiner „Anatomie und Physiologie der Sinne“ über den Zusammenhang meiner Versuche mit Fechner's psychophysischer Theorie ausgesprochen. Ich kann mich daher hier auf die vorstehende Andeutung beschränken.

II. Abhängigkeit der Muskelarbeit von der Dauer eines den Nerven absteigend durchfliessenden elektrischen Stromes.

Im vorigen Abschnitte haben wir das dem motorischen Nerven zugeführte Reizquantum dadurch variirt, dass wir unter übrigens vollkommen gleichen Umständen die Stärke eines den Nerven durchfliessenden elektrischen Stromes veränderten. Man kann zweitens das Reizquantum dadurch variiren, dass man die Zeitdauer ändert, während welcher der Nerv von einem immer gleich starken Strom durchflossen wird, und wiederum vergleichen, welche Muskelarbeiten verschiedene Reizquanta hervorbringen. Ein Theil dieser Aufgabe ist bereits gelöst durch Versuche, die unter meiner Leitung und von mir selbst angestellt sind. Erstere sind in der Dissertation von W. Nägeli bereits im Frühjahr 1861 beschrieben. Meine eigenen Versuche sind ausführlich dargestellt Seite 30 und folgende meiner „Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen“ (Braunschweig 1863). An dieser Stelle habe ich mich auch ausgesprochen über die früheren Erfahrungen an-

derer Forscher, welche einen Einfluss der Dauer des elektrischen Stromes auf die Muskelarbeit zu vermuthen berechtigten.

Die sämmtlichen hier in Rede stehenden Thatsachen laufen darauf hinaus, zu zeigen, dass es für jede Stromstärke eine Kleinheitsgrenze der Stromdauer gibt, unter welche sie nicht herabsinken darf, ohne dass überhaupt die Zuckung ausbleibt; und dass, wenn man die Stromdauer über die fragliche Grenze hinaus wachsen lässt, die Zuckung von Null an stetig wächst, um (wie es scheint) allmählich zu dem für die betreffende Stromstärke erreichbaren Maximum zu kommen. Siehe Fig. 8 S. 35 meiner Beiträge. Die Werthe der Zeitdauer, um die es sich hier handelt, sind überall sehr klein. Bei einer Dauer von 0,002" ist das Maximum stets schon erreicht. In weitaus den meisten Fällen genügt aber schon eine viel geringere Stromdauer.

Diese Thatsachen lassen sich ohne Zweifel in die engste Beziehung bringen zu gewissen Versuchen, welche Bezold angestellt und S. 268 u. fgde. seiner „Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln“ (Leipzig 1861) beschrieben hat. Diese Versuche waren zu der Zeit, als ich die meinigen anstellte und die ersten Ergebnisse derselben von W. Nägeli veröffentlicht wurden, noch gar nicht bekannt, und in meiner späteren Darstellung (siehe Beiträge a. a. O.) habe ich es versäumt, die Beziehung zu Bezold's Versuchen zu erörtern. Es sei mir daher gestattet, dies hier in Kürze nachzuholen, obgleich die neuen, im vorliegenden Abschnitte mitzutheilenden Thatsachen davon nicht berührt werden.

Die fraglichen Versuche Bezold's geben für einen Theil meiner früheren Resultate die Erklärung. Dieser Forscher fand nämlich, dass die durch den Stromschluss hervorgebrachte Erregung nicht im Augenblicke des Stromschlusses selbst entsteht, sondern erst eine gewisse Zeit nachher, die um so länger ausfällt, je schwächer der Strom ist. Diese Erscheinung denkt sich Bezold dadurch verursacht, dass der Nerv in seinem natürlichen Zustande nicht den Grad von Erregbarkeit besitzt, um auf Ströme von mässiger Stärke zu reagiren, dass aber der Strom in den ersten Augenblicken seines Fliessens die Erregbarkeit erhöht, was auch mit Pflüger's Ergebnissen übereinstimmt. Die Erregung entstehe nun erst dann, wenn die wachsende Erregbarkeit den für die betreffende Stromstärke erforderlichen Grad erreicht hat. Hiermit ist offenbar das Ausbleiben der Zuckung bei einer zu kurzen Stromdauer vollständig erklärt. Denn sobald der Strom nicht so lange dauert, als bis die wachsende Erregbarkeit den für seine Stärke erforderlichen Grad erreicht hat, kann überall keine Zuckung entstehen. Bezold's Princip ist auch ausreichend, um das allmähliche Wachsen der Zuckung mit wachsender Stromdauer zu erklären. In der That, kurz nachdem für die betreffende Stromstärke der Grad von Erregbarkeit erreicht ist, welcher dem Strome gestattet überhaupt eine Erregung einzuleiten, wird doch die Erregbarkeit noch so klein sein, dass die Erregung auch nur

klein ist und wenn jetzt schon der Strom zu fließen aufhört, so wird die Zuckung klein ausfallen müssen. Hört der Strom erst später wieder auf, so kann die Zuckung grösser ausfallen, weil dann vor Aufhören des Stromes ein höherer Grad von Erregbarkeit erreicht wurde. Kurz, wenn wir von dem Bezold'schen Principe allein Gebrauch machen wollten, so hätten wir das Wachsen der Zuckungen bei wachsender Stromdauer ausschliesslich zu erklären durch das Wachsen der Erregbarkeit, welches einem an sich gleichwerthigen Reizanstoss immer grössere und grössere Wirkungen zu entfalten gestattet. Ich möchte mir nun die Vermuthung erlauben, obwohl ich sie nicht eigentlich zu begründen wüsste, dass dies doch nicht die alleinige Ursache der in Rede stehenden Erscheinung ist, dass vielmehr der Reizanstoss selbst bei länger dauerndem Strome mächtiger ist als bei kurzdauerndem, so dass er selbst in einem gleich erregbaren Nervenstücke eine grössere Erregung erzeugen könnte.

Bei den die vorstehenden Betrachtungen veranlassenden Thatsachen beruhigte ich mich früher vollständig. In der That war auch keine Veranlassung, dies Gebiet weiter zu durchforschen, schloss sich doch unsere Kenntniss desselben in einen einfachen, höchst plausibelen Satz zusammen: Hat die Dauer eines den Nerven durchfliessenden Stromes ganz überaus kleine Werthe, so entstehen keine Zuckungen. Mit wachsender Stromdauer über eine gewisse Grenze hinaus wachsen dann die Zuckungen und erreichen bei einer immer noch sehr geringen Stromdauer (von höchstens 0,002") ein Maximum, das durch fernere Verlängerung der Stromdauer nicht mehr zu steigern ist und das auch durch Vergrösserung der Stromstärke nicht mehr gesteigert werden kann, wofür wir von vorn herein eine ziemlich grosse Stromstärke angewendet hatten. Wer konnte auf die Vermuthung kommen, dass eine Zuckung, welche durch Steigerung der Stromstärke nicht überboten werden kann, nicht das für einen einfachen Reiz überhaupt erreichbare Maximum sein sollte? dass grössere Zuckungen hervorzubringen seien durch Stromstösse von längerer Dauer. Ich war daher fest überzeugt, die Curve der Muskelarbeit, bezogen auf die Zeitdauer des sie bedingenden elektrischen Stromes verlief über den Abscissenwerth von etwa 0,002" hinaus in infinitum als eine der Abscissenaxe parallele Gerade. Diese Ueberzeugung habe ich auch ohne Bedenken in der citirten Abhandlung ausgesprochen.

Ich zweifle gar nicht, dass ich schon bei Gelegenheit meiner älteren Versuche oft Erscheinungen gesehen habe, welche zeigen, dass der weitere Verlauf der in Rede stehenden Function ein anderer als der soeben ausgedrückte ist, aber man ist eben nicht immer gleich disponirt, gelegentlich und gleichsam zufällig beobachteten Erscheinungen, die einer vorgefassten Meinung widersprechen, die gehörige Aufmerksamkeit zu schenken. Man ist oft nur zu geneigt, sie als zufällige durch unberechenbare Nebenumstände verursachte Abweichungen von der richtig erkannten Gesetzmässigkeit ganz unbeachtet zu lassen. So ist es mir mit den Erscheinungen gegangen,

welche den Gegenstand des vorliegenden Abschnittes bilden, und auf die ich erst lange nach meinen früheren Arbeiten aufmerksam wurde.

Folgende Erscheinung bildete den Ausgangspunkt für die erneute Untersuchung der Abhängigkeit der Muskelarbeit von der Dauer eines den Nerven durchfliessenden elektrischen Stromes. Denken wir uns den Nerven eines im Myographion hangenden Gastrocnemius in einem Stromkreise, in welchem sich mein oben beschriebener Spiralunterbrecher befindet. Der Strom soll, sofern er fliesst, wiederum absteigend im Nerven gerichtet sein. Denken wir uns mit diesem Präparat eine Versuchsreihe von der im ersten Abschnitte besprochenen Art ausgeführt. Ich will annehmen, wir seien zu der Stromstärke gekommen, welche maximale Zuckungen liefert. Wir wissen nun, weitere Vermehrung der Stromstärke giebt keine grössere Zuckungen, wenn wir immer wieder den Strom während derselben sehr kurzen Zeit — sie mag wieder etwa 0,003 bis 0,004" betragen — fliessen lassen. Richten wir jetzt unsere Anordnung für eine solche Stromstärke ein und lassen den Strom während unbegrenzter Dauer fliessen, so erhalten wir beim Schluss des Stromkreises eine Zuckung, welche das bei momentaner Stromwirkung nicht vermehrbare Maximum sehr bedeutend, oft um mehr als das alterum tantum übertrifft. Ich werde künftig, wo ein kurzer Ausdruck erwünscht ist, alle solche Zuckungen, die das durch sehr kurzdauernde Stromstösse erreichbare Maximum übertreffen, als „übermaximale“ bezeichnen. Man wird mir den logischen Widerspruch, der im Wortlaute dieser Bezeichnung steckt, zu Gute halten, da jedesfalls nicht missverstanden werden kann, was damit gemeint ist. Man überzeugt sich leicht, dass durch einen noch so energischen Inductionsstoss, der auf den Nerven wirkt, niemals dieser Grad von Muskelzusammenziehung erzielt wird. Mit einzelnen Inductionsstössen erreicht man immer nur jenes relative Maximum, das auch bei den kurzdauernden Kettenströmen nicht überschritten werden kann. Dasselbe relative Maximum gilt endlich auch noch für die Oeffnungszuckungen bei aufsteigendem Strome.

Diese einfachen Thatsachen lehren uns schon einen Satz, der durchaus nicht zu den Vorstellungen passt, welche man sich bisher von dem Wesen der Molekularevorgänge in Nerv und Muskel machen musste. In der That stellt man sich doch wohl allgemein den Muskel mit dem Nerven als ein System vor, in welchem jederzeit ein gewisses Maass von Spannkraften bereit ist, durch irgend welche Erschütterung (wofern sie nur heftig genug ist) ausgelöst und in lebendige Kraft umgesetzt zu werden. Dass die bestimmte Art der Erschütterung oder des Reizanstosses entscheidend sei für das Maass der freiwerdenden lebendigen Kraft konnte man nicht vermuthen. Ein solcher Fall liegt aber offenbar hier vor. Sprechen wir den Nerven an durch Schliessung eines absteigend gerichteten mässig starken Stromes, der nachher unbegrenzte Zeit hindurch fortfliesst, so sehen wir ein gewisses Maass von

lebendiger Kraft im Muskel frei werden. Man sollte nun meinen, dasselbe Maass von lebendiger Kraft müsste durch jede beliebige andere Art des Anstosses frei gemacht werden können, wofern nur dieser Anstoss mit hinreichender Kraft geschieht. Dies gelingt aber nicht, denn, sprechen wir den Nerven an durch einen kurzdauernden elektrischen Stromstoss oder durch Oeffnung eines aufsteigend gerichteten Stromes, so bleiben wir bei Steigerung der Kraft dieses Anstosses bei einem geringeren Maasse freiwerdender lebendiger Kraft stehen, das durch weitere Steigerung der Kraft des Anstosses nicht mehr vergrössert wird. Ich spreche hier absichtlich nicht von Steigerung der Kraft des Anstosses ins Unendliche, denn es wäre am Ende möglich, dass Stromstösse von solcher Gewalt, dass sie den mechanischen Bestand des Nerven gefährden, stürmische tetanische Reizung hervorbrächten, welche zu grösseren Zuckungen führten.

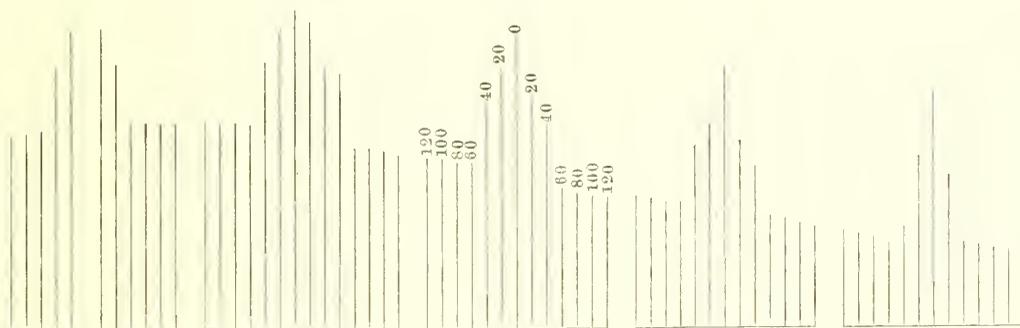
Der beschriebene Versuch liefert nun, wenn wir die Dauer des Stromstosses genau kennen, zwei Punkte der Curve, deren Abscissen die Stromdauer, deren Ordinate die dabei stattfindende Muskelarbeit darstellt. Die Stromstärke ist in dieser Untersuchung constant zu denken und es versteht sich, dass für jeden Werth derselben eine besondere Curve zu verzeichnen wäre. Wir setzen uns jetzt vor, den ganzen Verlauf der Curve zu finden und zwar für einen so hohen Werth der Stromstärke, dass reichlich maximale Zuckungen dadurch hervorgerufen werden. Die Richtung des Stromes ist hier wie in der vorigen Untersuchung stets die absteigende, weil, wie im ersten Abschnitte auseinandergesetzt wurde, dies offenbar der einfachere Fall ist, der zuvörderst untersucht werden muss. Den Anfangstheil der gesuchten Curve kennen wir nun schon aus meinen früheren Untersuchungen. Wir haben dort gefunden, dass ihre Ordinaten bei einer sehr kleinen Stromdauer bereits ihren Grenzwert zu erreichen schienen. Jetzt wissen wir aber, dass dies nicht ihre letzte Grenze ist. Das frühere Ergebniss lässt aber vermuthen, dass diese letzte Grenze nicht in einem Zuge erreicht wird, sondern nach einem mehr oder weniger langen Absatz.

Der Plan einer Versuchsreihe für den gegenwärtigen Zweck ist fast genau derselbe, wie der einer Versuchsreihe des ersten Abschnittes. Die Anordnungen sind dieselben, nur habe ich meist das Widerstandsrohr aus der Stammlleitung weggelassen, weil es hier nicht auf feine Abstufung der Stromstärke ankommt. Der Rheostat im Nebenzweig wird ein- für allemal auf einen so grossen Widerstand eingestellt, dass der Strom im Hauptzweig jedesfalls maximale Zuckungen hervorbringt. Von Versuch zu Versuch wechselt diesmal die Anfangsspannung des Spiralrheotoms und resp. die Stellung des dreieckigen Messingplättchens, über welches das Contactfederchen hinstreift. Ich fing allemal mit dem kleinsten Werth der Stromdauer an und schritt durch mehr oder weniger grosse Abstufungen zu dem höchsten Werthe

fort, welchen ich mit dem freischwingenden Spiralrheotom erreichen konnte. Hier-
auf wurde ein Versuch gemacht, bei welchem der Strom einige Secunden geschlossen
blieb. Ihm entspricht ein unendlich grosser Abscissenwerth, denn es ist natürlich
für die Schliessungszuckung gleichgültig, ob der Strom eine Secunde oder in infinitum
geschlossen bleibt. Die Zuckung in diesem Versuche ist ganz unzweifelhaft der
äusserste Grenzwerth, welchen die Schliessungszuckung bei beliebiger Verlängerung
der Stromdauer erreichen kann. Nach diesem wiederholte ich allemal die sämt-
lichen Versuche der Gruppe in umgekehrter Ordnung. Eine solche Doppelgruppe
von Versuchen gestattet nach Weber's Princip dem Ermüdungseinflusse einiger-
maassen Rechnung zu tragen.

Fig. 9 giebt zunächst die Anschauung einer Versuchsreihe, wie sie auf der
Myographiontafel steht, und es sind nur wenige Bemerkungen nöthig, um alle

Fig. 9.



Einzelheiten aus dem Bilde herauszulesen. Das Elfenbeinplättchen stand während
dieser ganzen Versuchsreihe unverändert in einer Stellung, in welcher es dem Con-
tactfederchen eine Breite von 8 Millimeter darbot. Die Anfangsspannung variirte in
Sprüngen zu je 20°, von 120° bis 20°, wie durch die Zahlen an den Linien der dritten
Gruppe angedeutet ist, und zwischen die beiden Zuckungen mit der Anfangsspannung
20° ist die Schliessungszuckung eines länger dauernden Stromes eingeschaltet. Diese
Zuckung ist mit 0 bezeichnet. Die Zeiten, während welcher der Strom bei den
verschiedenen Zuckungen geflossen ist, sind also den an die Zuckungen der dritten
Gruppe angeschriebenen Zahlen verkehrt proportional. In den beiden ersten Gruppen
sind ein paar kleine Abweichungen von diesem Schema. In der ersten nämlich fehlt
die erste Zuckung mit 120° Spannung und die Schliessungszuckung in der Mitte der
Gruppe, was durch einen grösseren Zwischenraum angedeutet ist. In der Mitte der
zweiten Gruppe ist die Schliessungszuckung des dauernden Stromes zweimal wieder-
holt, daher diese Gruppe aus 14 statt aus 13 Zuckungen besteht.

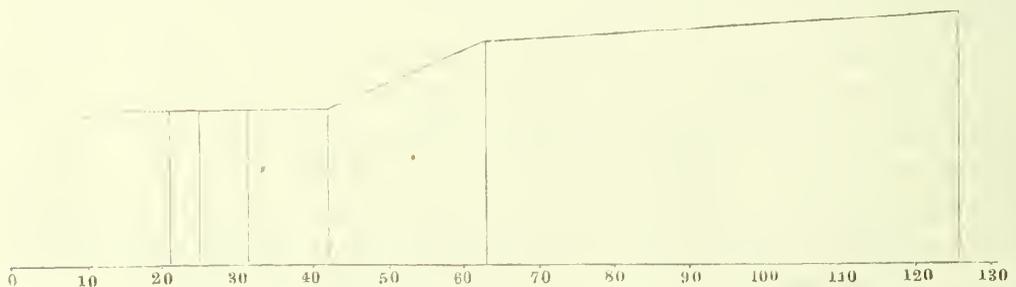
Der erste Blick auf die Fig. 9 lässt sehen, dass die ersten und letzten vier
Zuckungen aller Gruppen (resp. die ersten drei Zuckungen der ersten), d. h. alle die

Zuckungen, welche bei Spannungen von 120, 100, 80, 60 Graden gemacht sind, nur deshalb verschiedene Werthe haben, weil im Verlaufe der Versuchsreihe die Erregbarkeit des Präparates variierte. Offenbar war die Erregbarkeit im Zunehmen bis etwa zur Mitte der ersten Gruppe, dann hielt sie sich constant bis zur Mitte der zweiten Gruppe, und von da an nahm sie unaufhaltsam ab — das Präparat ermüdete. Wir sehen also, Veränderung der Anfangsspannung des Rheotoms zwischen den Grenzen 120° und 60° , oder Veränderung der Stromdauer zwischen den Grenzen $\frac{1}{120}$ und $\frac{1}{60}$ einer gewissen Einheit hat keinen Einfluss auf die Zuckungsgrösse. Die Curve der Zuckungen, bezogen auf die Zeitdauer des erregenden Stromes, ist also über der betreffenden Strecke der Abscissenaxe eine ihr parallele Gerade. Lässt man die Spannung des Rheotoms bis zu 40° abnehmen, d. h. die Dauer des Stromes auf $\frac{1}{40}$ jener Zeiteinheit wachsen, so erhält man eine bedeutend grössere Zuckung, eine noch grössere, wenn die Dauer des Stromes $\frac{1}{20}$ jener Zeiteinheit beträgt, und die allergrösste, wenn die Dauer des Stromes so gross ist, dass die Zuckung schon vor Wiederöffnung des Stromes vollständig abgelaufen ist.

Der ganze Verlauf der Curve der Zuckungen, bezogen auf die Dauer des erregenden Stromes, lässt sich aus Fig. 9 nicht ersehen; um davon eine Anschauung zu bekommen, müssen vor Allem die in Fig. 9 dargestellten Ordinatenwerthe in die gehörigen Entfernungen voneinander gerückt werden. Ferner muss man die bekannte Correction wegen der Ermüdung anbringen. Für die dritte Gruppe habe ich dies in Fig. 10 ausgeführt. Ein Millimeter auf der Abscissenaxe entspricht einem Zeitwerthe von $0,0001''$, den ich als Zeiteinheit gewählt und dem entsprechend einzelne Punkte

Fig. 10.

— in inf.

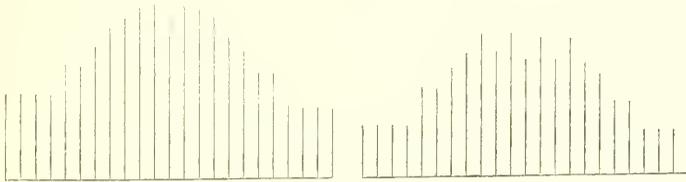


der Abscissenaxe beziffert habe. Den Anfangstheil der Curve darf man wohl ohne Bedenken nach meinen früheren Untersuchungen ergänzen. Er dürfte etwa die in der Figur punktirt gezeichnete Gestalt haben. Dann folgt das der Abscissenaxe parallele gerade Stück. Es reicht jedesfalls bis über die Abscisse 42. Hierauf steigt die Curve zum zweiten Male an und zwar, wie es scheint, der Abscissenaxe ihre

Concavität *) zukehrend. Freilich gründet sich diese Behauptung nur auf zwei Punkte der Curve, welche direct beobachtet sind, nämlich für die Abscissenwerthe 63 und 126. Zwar haben wir noch einen Ordinatenwerth der Curve gemessen, nämlich den für den Abscissenwerth ∞ (er ist in der Figur zu sehen als Abstand des wagerechten Striches über der letzten Ordinate von der Abscissenaxe). Dieser Ordinatenwerth ist aber für unsere Frage nicht zu verwenden, da wir nicht wissen, auf welchen Punkt der Abscissenaxe er zu stellen ist. Die Curve könnte daher, ehe sie diesen Ordinatenwerth erreicht, noch Wendepunkte haben. Die Concavität gegen die Abscissenaxe zeigt sich übrigens ebenso in anderen Versuchsreihen, wo mehr als zwei Punkte bestimmt sind.

Ich könnte in der That noch eine ganze Anzahl von Versuchsreihen geben, die zum Theil, was Regelmässigkeit betrifft, hinter der in Fig. 9 dargestellten nicht zurückstehen; nur eine mag hier noch Platz finden, weil sie gewisse Sonderbarkeiten zeigt, welche zwar möglicherweise zufälligen Nebenursachen verdankte Abweichungen vom gesetzlichen Verhalten sein könnten, in denen sich aber vielleicht auch Spuren eines höheren allgemeineren Gesetzes verrathen, von dem das bis jetzt erkannte ein specieller, nur unter gewissen Bedingungen gültiger Fall ist. Fig. 11 stellt zwei Gruppen der Versuchsreihe so dar, wie sie auf der Myographionplatte standen.

Fig. 11.



Die zweite Gruppe ist in Fig. 12 (a. f. S.) noch einmal dargestellt, reducirt auf die Ermüdungsstufe der mittelsten (zwölften) Zuckung und so, dass die Abscissenwerthe wirklich den Werthen der Stromdauer proportional sind. Nur die drei letzten Ordinaten, welche den Werthen $0,035''$, $0,0467''$ und $2 - 3''$ entsprechen, habe ich der Raumersparniss wegen zusammengedrückt und die Abscissenwerthe unten angeschrieben. Der Maassstab der Abscissen ist diesmal halb so gross als in Fig. 10, d. h. es entspricht ein halbes Millimeter Abscissenlänge allemal der Zeit von $0,0001''$.

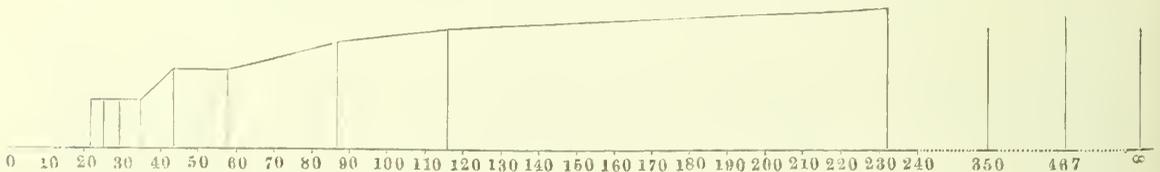
In der vorliegenden Versuchsreihe scheint das Wachsen der Zuckung mit

*) In eine vorläufige Mittheilung meiner Versuche (Sitzungsberichte der Wiener Akademie 23. Juli 1863) hat sich der Irrthum eingeschlichen, dass die Curve gegen die Abscissenaxe *convex* sei. Diese Angabe wird indessen der aufmerksame Leser jener Notiz schon als Irrthum erkannt haben, wenn er den folgenden Satz verglich, wo ausdrücklich gesagt ist, dass das neue Curvenstück knieartig an die Gerade anzusetzen scheine.

wachsender Stromdauer auf zwei Stufen eine Weile still zu stehen; denn wie die Zuckungen für alle Werthe der Stromdauer zwischen 0,0021 und 0,0035 gleich sind, ebenso sind auch wieder die grösseren Zuckungen für die Werthe der Stromdauer 0,0044 und 0,0058 einander genau gleich. Eine zufällige Unregelmässigkeit scheint dies nicht zu sein, da sich dieselbe Erscheinung in unserer Versuchsreihe viermal mit der grössten Regelmässigkeit wiederholt hat. Ich bin um so mehr geneigt, dies Wachsen der Zuckungen in zwei (vielleicht noch mehr) Absätzen für den eigentlichen allgemeineren Ausdruck des wahren Gesetzes zu halten, als ich auch in einigen hier nicht aufgeführten Versuchsreihen Spuren davon bemerkt zu haben glaube, wenn ich auch die Erscheinung nie wieder in der überraschenden Regelmässigkeit zu Gesichte bekommen habe, wie sie sich in Fig. 11 und 12 zeigt. Uebrigens sagt hier ein positives Resultat mehr als viele negative, denn die in Rede stehende Erscheinung kann sich ja auch in einer sonst ausgezeichnet gelungenen Versuchsreihe leicht unseren Blicken entziehen. Wir bestimmen durch eine solche doch immer nur verhältnissmässig weit auseinander liegende Punkte der Curve und es können darin Absätze sein, die zufälligerweise nur einen oder gar keinen von den ermittelten Curvenpunkten enthalten.

Ich kann nicht umhin, hier eine Erscheinung mit anzuführen, die ich bisweilen zufällig beobachtet habe und die vielleicht zu der soeben beschriebenen in der engsten Beziehung steht. Ich habe nämlich öfters zwischen die Gruppen meiner Versuchsreihen einige maximale Zuckungen mit Inductionsschlägen eingeschaltet. Diese hielten sich regelmässig auf der Höhe der ersten Stufe, bisweilen aber trat eine

Fig. 12.



einzelne aus der Reihe heraus und erreichte die Höhe der zweiten Stufe, ein folgender Inductionsschlag von derselben oder gar noch grösserer Stärke brachte aber gewöhnlich wieder nur eine Zuckung von der kleineren Maximalhöhe hervor. So wechselten manchmal ganz unregelmässig zwei bestimmte Zuckungshöhen mit einander, ohne dass Zwischenwerthe zum Vorschein gebracht werden konnten. Wenn ein Gleichniss erlaubt ist, so möchte ich sagen, die Erscheinungen im Ganzen machten mir den Eindruck, als gäbe es im Nerven gleichsam Dämme, die für gewöhnlich nur ein gewisses Maass von Erregung hinabfliessen lassen, manchmal aber risse ein solcher Damm und nun ergösse sich ein mächtigerer Erregungsstrom zum Muskel.

Etwas Abschliessendes kann ich über diese Nebenerscheinungen leider nicht sagen, da ich noch nicht einmal die Bedingungen aufgefunden habe, unter denen sie auftreten.

Kehren wir wieder zu unserer Versuchsreihe Fig. 11 und 12 zurück. Sie zeigt eine zweite Eigenthümlichkeit darin, dass nicht der unendlichen Stromdauer die grösste Zuckung entspricht. Dies wiederholt sich in beiden Gruppen. Es kann um so weniger eine zufällige Störung schuld sein, als dies Verhalten ebenfalls noch in vielen anderen Reihen beobachtet wurde. Ich will an dieser Stelle darüber nicht ausführlich sprechen, weil sich dazu weiter unten noch bessere Gelegenheit geben wird. Die zweite Gruppe unserer Versuchsreihe hat endlich noch für den Abscissenwerth 350 kleinere Zuckungen als für die Abscissenwerthe 234 und 467. Sollte dies auch keine Zufälligkeit sein, so deutete es darauf, dass unsere Curve der Zuckungsgrössen unter Umständen sogar einen stellenweise wellenförmigen Verlauf nehmen könnte, d. h. dass die Function der Stromdauer, welche die Zuckungswerthe darstellt, eine Art von Periodicität zeigen könnte. Ich muss mich übrigens darauf beschränken, diese Thatsache vorläufig als eine isolirte zu registriren, da ich sie mit einiger Regelmässigkeit nicht wieder beobachtet habe.

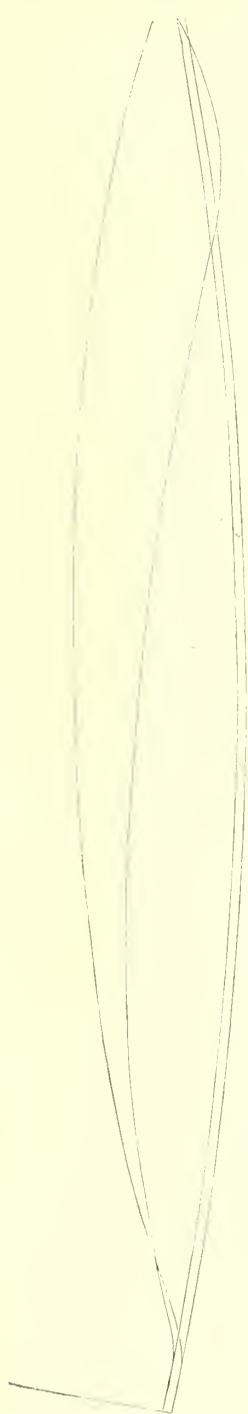
Fassen wir die sicheren und wesentlichen Resultate der beschriebenen Versuche noch einmal kurz zusammen: Das Wachsen der Zuckung mit wachsender Dauer eines den Nerven absteigend durchfliessenden Stromes geschieht nicht in einem stetigen Zug, sondern absatzweise, so dass endlichen Reihen von Werthen der Stromdauer eine und dieselbe Zuckungshöhe entspricht. Ein solcher Absatz ist unzweifelhaft allemal vorhanden, jedoch ist es nicht unwahrscheinlich, dass zwei (oder mehrere) existiren.

Zur Erklärung dieses Gesetzes weiss ich so gut als gar nichts Positives beizubringen. Man kann etwa sagen: Wenn ein absteigender Strom den Nerven durchfliesst, so muss in einem gewissen Augenblick nach dem Beginne desselben ein neuer Vorgang Platz greifen, der ein neues Erregungsquantum dem vorher erzeugten hinzufügt, und zwar wird dies im Allgemeinen um so grösser, je länger der Strom nach dem gedachten Augenblicke noch dauert. Dieser Augenblick, wo der neue Erregungsanstoss geschieht, liegt mindestens so weit hinter dem Beginne des Stromes, als die grösste Stromdauer beträgt, für welche die Zuckungshöhe noch auf ihrer ersten Stufe verharret. Bei dem Nerven, welcher zu der Versuchsreihe von Fig. 10 gedient hat, trat also die neue Erregung jedesfalls nicht früher als 0,0042 Secunden nach Schluss des Stromes ein, denn wurde der Strom schon früher wieder geöffnet, so erhielt man eine Zuckung der ersten Stufe.

Diese Sätze sind aber offenbar nur ein anderer Ausdruck für den nackten Thatbestand, der freilich das Wesen der Sache vielleicht ein wenig deutlicher her-

ausstellt. Sehen wir uns jetzt um, mit welchen anderen schon bekannten Erscheinungen wir unsere Thatsachen allenfalls in Beziehung bringen könnten, so eröffnen sich zwei Aussichten. Erstens nämlich könnte man an die von Helmholtz entdeckte Summirung der Zuckungen denken. Die beiden aufeinander folgenden Reize müssten dann im Schlusse und der Oeffnung des Stromes gesucht werden. Gegen diese Erklärung kann man zunächst einwenden, dass ein starker absteigender Strom — und mit einem solchen haben wir es zu thun — gar keine Oeffnungszuckung giebt. Dieser Einwand ist aber wenig stichhaltig. Es wäre sehr wohl denkbar, dass nach sehr kurzer Dauer des Stromes sich jene Modification der kathelektrotonisirten Nervenstrecke gar nicht hinreichend entwickelt, welche die Oeffnungserregung hemmt. Auch der Einwand ist nicht triftig, dass nach den Untersuchungen von Helmholtz schon bei einem Zeitintervall von etwa $0,0017''$ ($\frac{1}{600}''$) zwischen Schluss und Oeffnung die Wirkung der Summirung sichtbar zu werden anfangen müsste, während wir die Erhöhung der Zuckung erst auftreten sehen bei weit grösseren Werthen der Stromdauer. Dieser Einwand ist darum nicht triftig, weil man in Betracht der oben schon erwähnten Untersuchungen Bezold's gar nicht zum Voraus wissen kann, in welchem Augenblicke die Schliessungserregung entsteht. Andererseits würde aber umgekehrt nach den Helmholtz'schen Gesetzen der Summirung ein viel grösseres Zeitintervall zwischen den beiden Reizen verlangt, als in unseren Versuchen zwischen Schluss und Oeffnung des Stromes verstreicht, wenn ein so bedeutender Zusatz zum einfachen Zuckungsmaximum kommen soll wie in unseren Versuchen. Aber auch diese Betrachtung erledigt die Sache nicht, da wir nicht bestimmt wissen, ob der Oeffnungsreiz unter den Bedingungen unserer Versuche mit dem Augenblicke der Stromöffnung genau gleichzeitig ist. Kurz wir können in der That nicht läugnen, dass möglicherweise die fünfte und sechste Ordinate in Fig. 10, sowie die fünfte, sechste, siebente, achte, neunte, zehnte, elfte Ordinate der Fig. 12 dem Umstande ihre übermaximale Grösse verdanken, dass sich zu einem Schliessungsreiz noch ein Oeffnungsreiz im Muskel summirt hat. An sich halte ich die Frage der experimentellen Entscheidung wohl für fähig durch genaue Ermittlung des zeitlichen Verlaufes der verschiedenen Zuckungen. Ich behalte mir vor, später noch diese Entscheidung zu geben, wenn ich im Besitze der nöthigen instrumentalen Hilfsmittel sein werde. Mag übrigens diese Entscheidung auch zu Gunsten der Summirung eines Schliessungs- und eines Oeffnungsreizes ausfallen, so bleibt doch immer noch der eigentliche Kernpunkt unserer Erscheinung unerklärt. Bei der letzten Zuckung Fig. 10 und Fig. 12 kann selbstverständlich von der Summirung eines Oeffnungsreizes zu einem Schliessungsreize gar nicht die Rede sein, denn hier bleibt ja der Strom geschlossen noch lange nachdem die ganze Zuckung abgelaufen ist. Die Curve der Zuckungen, bezogen auf die Stromdauer als Abscisse,

Fig. 13.



müsste sich demnach auch dann noch über den ersten Absatz erheben, wenn die allfällige Summirung eines Oeffnungsreizes zum Schliessungsreize verhindert werden könnte. Nur freilich würden wir in Fig. 10 und 12 vielleicht nicht die wahren gesuchten Curven vor uns haben. Sicher wären wir nur über die letzte Grenzordinate für den Werth ∞ der Stromdauer.

Da nach dem Gesagten die übermaximalen Zuckungen für kleine Werthe der Stromdauer möglicherweise aus bereits bekannten Principien vollkommen erklärbar sein könnten, wollen wir vorläufig die übermaximale Schliessungszuckung eines länger dauernden Stromes allein in's Auge fassen. Bei ihr kann, wie gesagt, von einem Oeffnungsreize nicht die Rede sein, aber gleichwohl könnte sie eine im Muskel erst aus zwei Reizen summirte Zuckung sein. Wir sahen ja oben, dass unzweifelhaft eine gewisse Zeit nach Beginn des absteigenden Stromes ein neuer Vorgang im Nerven Platz greifen muss. Dieser könnte offenbar in einer neuen Erregungswelle bestehen, welche getrennt von der bei Schluss des Stromes erzeugten zum Muskel hinabrollt, den sie dann möglicherweise schon in Contraction begriffen anträfe und daher nöthigte, sich über das gewöhnliche Maximum hinaus zusammenzuziehen. Auch hierüber können wir uns durch Beobachtung des zeitlichen Verlaufes der Zuckung Gewissheit verschaffen, denn wenn die Schliessungszuckung des dauernden Stromes eine erst im Muskel aus zweien summirte wäre, so müsste der Anfangstheil einer von ihr gezeichneten Curve mit dem Anfangstheil einer einfachen Zuckung congruent sein. Ich habe solche Curven an dem von mir construirten Pendelmyographion verzeichnet und gebe in Fig. 13 ein Beispiel davon, das zur Entscheidung der aufgeworfenen Frage genügt. Ich muss bemerken, dass meine Myographioncurven auf kreisförmigen Abscissenlinien stehen und dass gleiche Abscissenstücke nicht allgemein gleichen Zeiten entsprechen. Für unseren Fall bedarf es aber nicht weitläufiger Reductionen. Was wir zu sehen haben, können wir schon an den Originalcurven in Fig. 13 sehen. Die Art und Weise nämlich wie und der Ort wo die beiden Curven sich schneiden, zeigen aufs Deutlichste, dass die zum unteren Abscissenkreise gehörige Curve von Anfang an steiler steigt als

die obere, dass nicht beide ein Stück Weges congruent sind. Nun ist aber die untere Curve in Folge von Schluss eines dauernden Stromes, die obere in Folge eines Inductionsschlages — und zwar von sehr bedeutender Stärke — gezeichnet. Man sieht demnach, dass bei der Schliessungszuckung des dauernden Stromes der Muskel von Anfang an mit grösserer Energie arbeitet. Das gesammte Erregungsquantum muss sich also schon im Nerven gesammelt haben und auf einmal in den Muskel entladen.

Das Resultat dieser Betrachtungen ist, dass es übermaximale Zuckungen giebt, welche nicht durch Summirung zweier Zuckungen im Muskel entstanden sind.

Eine zweite bekannte Erscheinung, mit der wir versuchen können unsere Thatsachen in Verbindung zu bringen, ist die Erhöhung der Erregbarkeit auf der intrapolaren Nervenstrecke in den ersten Augenblicken des Stromes. Es war schon oben davon die Rede, wie diese Erscheinung, zusammengehalten mit Bezold's Beobachtungen, über die Zeitlage der Schliessungszuckungen zur Erklärung der ersten Zunahme der Zuckungen mit der Stromdauer verwandt werden könne. Ob nun auch die weitere Zunahme der Zuckungen über die erste Stufe hinaus auf dasselbe Princip zurückgeführt werden könne, ist jetzt die Frage. Bevor ich jedoch auf diese Frage eingehe, sei es mir erlaubt, eine kurze Erörterung über den Begriff der Erregbarkeit einzuschalten.

Man kann von dieser Grösse verschiedene Definitionen geben, welche jedoch alle das gemein haben, dass sie die Erregbarkeit um so grösser schätzen lassen, je grösser die durch ein und denselben Reiz ausgelöste Zuckung ist. Es scheint mir nun, dass es wesentlich verschiedene, nicht denselben Zustand der Nervenfasern charakterisirende Grössen giebt, welche diese eine Eigenschaft gemein haben. Ich will beispielsweise zwei derartige Grössen bestimmter definiren, die zweifellos bis zu einem gewissen Grade von einander unabhängig sind und die dennoch beide nach dem jetzigen Sprachgebrauch unbedenklich mit dem Ausdrücke Erregbarkeit zu bezeichnen wären. Es würde gewiss Niemand etwas dagegen einwenden, wenn ich so definirte: Ich schreibe demjenigen von zwei Nerven die grössere Erregbarkeit zu, welcher von einem jedesfalls maximale Zuckungen auslösenden Reize angegriffen, die grössere Zuckung giebt. So schreiben wir ja in der That einem ermüdeten Nerven eine verminderte Erregbarkeit zu, weil er kleinere Maximalzuckungen liefert. Es würde aber auch folgende Definition keinen Anstoss erregen: Ich schreibe demjenigen von zwei Nerven die grössere Erregbarkeit zu, welcher von einem gewissen Reize, der den anderen Nerven unerregt lässt, ergriffen, eine wirkliche Zuckung liefert. Die beiden hier definirten Grössen sind aber durchaus verschieden und es sind recht wohl zwei Nerven denkbar, von denen im einen Sinne der erste, im anderen Sinne der zweite eine grössere Erregbarkeit besitzt. Man kann diesen

Fall sogar leicht realisiren. Durch Versuche, welche Dr. Jacoby in meinem Laboratorium angestellt hat, lässt sich nämlich beweisen, dass der Elektrotonus die Erregbarkeit im Sinne der ersten oben gegebenen Definition nicht ändert. Beiläufig muss ich bemerken, dass dieser Satz in Pflüger's Physiologie des Elektrotonus nicht ausgesprochen wird und dass er auch nicht aus seinen Versuchsdaten bestimmt gefolgert werden kann, dass er daher eine experimentelle Prüfung verlangte. Wir wollen uns nun zwei ursprünglich vollkommen gleiche Nerven denken und weiter annehmen, dass man des einen Erregbarkeit in jedem Sinn des Wortes durch Ermüdung vermindert habe. Offenbar können wir jetzt durch Katelektrotonisirung desselben seine Erregbarkeit im zweiten Sinne über den Werth hinauf steigern, welchen diese Grösse im anderen Nerven hat. Dann haben wir zwei Nerven, von denen der erste im einen, der zweite im anderen Sinne eine grössere Erregbarkeit besitzt.

Wenn ich mich über den Geist unserer Sprache nicht täusche, passt der Ausdruck Erregbarkeit besser für den Begriff, welcher durch die erste der obigen Definitionen gegeben ist. Denn der Nerv, welchem in diesem Sinne die grössere Erregbarkeit zukommt, ist in der That mehr erregbar, d. h. er ist einer grösseren Erregung überhaupt fähig. Der Nerv dagegen, welchem die grössere Erregbarkeit im Sinne der zweiten Definition zugeschrieben wird, ist nur leichter erregbar. Wenn man mich aufforderte, dem durch die zweite Definition gegebenen Begriffe eine neue Bezeichnung zu geben, so würde ich etwa das — freilich ziemlich ungeläufige — Wort „Anspruchsfähigkeit“ vorschlagen.

In Anwendung dieser Bezeichnungen können wir sagen, der erste aufsteigende Bogen der Curve der Zuckungsgrössen, bezogen auf die Stromdauer als Abscissen, erklärt sich dadurch, dass in den ersten Augenblicken der Strom die „Anspruchsfähigkeit“ des Nerven steigert. Sollte nun auch der zweite ansteigende Bogen jener Curve auf ein analoges Princip zurückgeführt werden, so müssten wir annehmen, dass später, d. h. nach Verfluss von etwa 0,004 bis 0,006 Sekunden, auch die „Erregbarkeit“ des Nerven durch den Strom gesteigert werde. Nur diese Annahme könnte den Thatbestand erklären, dass ein länger dauernder Strom eine das erste Maximum übertreffende Zuckung hervorbringt. Sie ist aber vorläufig bloss eine Hypothese ad hoc. Im Verhalten der katelektrotonisirten Nervenstrecke unterhalb der Kathode findet sie keine Stütze, denn hier ist, wie die eigens darauf gerichteten Versuche Jacoby's sehen lassen, das Zuckungsmaximum unverändert. Wir können daher umgekehrt sagen, sollte die jetzt versuchte Erklärungsart die richtige sein, so würde unsere Erscheinung doch noch etwas Neues lehren, nämlich, dass der Katelektrotonus auf der intrapolaren Strecke zu einer gewissen Zeit nicht bloss die Anspruchsfähigkeit, sondern auch das Zuckungsmaximum erhöhte.

In das gegenwärtige Erklärungsschema passt nun auch allenfalls eine zu diesem Kreise gehörige Erscheinung der allerparadoxesten Art. Ich habe daher ihre Besprechung auf diesen Ort verschoben. In gewissen Zuständen des Nerven ist die Schliessungszuckung eines lange (Sekunden lang) dauernden Stromes kleiner als die durch Inductionsstösse oder sonstige kurzdauernde Stromstösse hervorgebrachten Maximalzuckungen. Diese Erscheinung ist mir schon vor mehreren Jahren öfters vorgekommen und ich habe sie auch in meinen „Beiträgen“ (Seite 33) vorübergehend erwähnt; hier tritt sie in neue Beziehungen und verdient ausführliche Besprechung. Die ausserordentliche Paradoxie der Erscheinung liegt auf der Hand. In der That scheint es doch von vornherein nothwendig, dass ein länger dauernder Strom in den ersten Augenblicken seines Bestehens gerade so viel Erregung hervorbringen müsse, wie ein überhaupt nur so lange fliessender, und man kann sich allenfalls vorstellen, dass der Strom, wenn er länger dauert, noch etwas zu der Erregung hinzufügt, das ist aber doch kaum denkbar, dass er von jener ersten Erregungswelle, die sich inzwischen schon gegen den Muskel hinabwälzt, etwas wieder wegnimmt.

Ich sehe nur eine Möglichkeit, unsere Erscheinung wenigstens einigermaassen verständlich zu machen. Man müsste nämlich annehmen, dass bei dem in Rede stehenden Zustande die Erregbarkeit*) des Nerven an der Stelle, wo die Schliessungserregung entsteht, von einem gewissen Augenblicke nach dem Schlusse gerechnet abnimmt. Man müsste aber ferner annehmen, dass die Schliessungserregung erst nach diesem Augenblicke entsteht. Dauert der Strom gar nicht bis zu diesem Augenblicke, so — hätte man sich weiter vorzustellen — bliebe die Erregbarkeit (mindestens) die normale. Der Augenblick, in welchem die Erregbarkeit zu sinken beginnt, und folglich erst recht der, in welchem die Schliessungserregung entsteht, müsste endlich durch einen grösseren Zeitraum vom physikalischen Acte des Stromschlusses getrennt sein, als die Dauer des längsten Stromstosses beträgt, der noch eine Maximalzuckung hervorbringt. Diese Annahmen nöthigen allerdings zu der seltsamen Consequenz, dass bei kurzdauernden Stromstössen der physiologische Act der Erregung erst entsteht, wenn der physikalische Vorgang des elektrischen Stromes schon aufgehört hat, denn der Nerv kann nicht vorauswissen, ob der Strom bis zu dem Augenblicke dauern wird, wo bei unbegrenzter Dauer die Erregung entsteht, oder nicht. Ich gebe zu, dass es eine etwas starke Zumuthung ist, diese Voraussetzungen mit allen ihren Consequenzen ohne Beweis gelten zu lassen, aber das fragliche Phänomen wird wenigstens durch sie mit den Begriffen der allgemeinen Nervenphysiologie in Verbindung gebracht. In der That, es halte sich — um bestimmte Vorstellungen zu haben — die Erregbarkeit während der ersten 0,005''

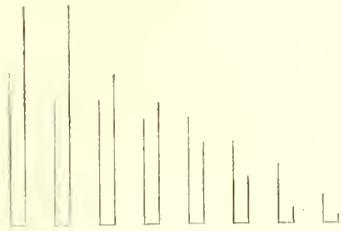
*) Im Sinne der obigen Bezeichnungsweise.

der Stromdauer constant, von da an sinke sie, die Erregung entstehe bei unbegrenzter Stromdauer 0,01" nach Schluss. Hat nun der Strom kürzere Zeit als 0,005" gedauert, so trifft der Erregungsanstoss (der übrigens nun möglicherweise in Folge der Stromöffnung etwas verfrüht oder verspätet werden könnte) den Nerven bei normaler Erregbarkeit und löst eine grosse Zuckung aus. Dauert dagegen der Strom unbegrenzt fort, so trifft der 0,01" nach Schluss fallende Erregungsanstoss den Nerven bei verminderter Erregbarkeit und löst eine kleinere Zuckung aus.

Es scheint leicht, einige der soeben gemachten Hypothesen durch zeitmessende Versuche zu prüfen, und man könnte demgemäss von mir verlangen, ich hätte diese Prüfung sogleich vornehmen sollen, ehe ich die Hypothesen ausspräche. Die Sache ist aber nicht so leicht wie sie aussieht, besonders deswegen, weil die in Rede stehende Erscheinung einen ganz besonderen Zustand des Nerven voraussetzt, den ich nicht willkürlich hervorbringen kann. Obendrein sind die Präparate, deren Nerv im richtigen Zustand ist, meist nicht lange mehr zu brauchen. Die Prüfung der Hypothesen zur Erklärung kann daher nur Gegenstand einer eigens darauf ausgehenden sehr zeitraubenden und viele Präparate fordernden Untersuchung sein, die ich bis jetzt nicht anstellen konnte. Gleichwohl mochte ich den Erklärungsversuch nicht unterdrücken, um das Phänomen nicht so ganz isolirt hinstellen zu müssen.

Den Zustand, in welchem der Nerv sein muss, damit die Schliessungszuckungen lange dauernder Ströme kleiner ausfallen als maximale Zuckungen von kurzdauernden Strömen, kann ich, wie gesagt, nicht willkürlich hervorrufen, und kann überhaupt die Bedingungen nicht angeben, unter denen er entsteht. Oeffters habe ich allerdings gesehen, dass der Nerv durch Ermüdung in diesen Zustand kommt, obgleich er frisch im entgegengesetzten gewesen war. Ich kann dies durch eine kleine Versuchsreihe belegen, die in Fig. 14 dargestellt ist. Sie besteht aus 8 Versuchspaaren. Die erste Zuckung jedes Paares ist erhalten durch einen Stromstoss von etwa 0.003" Dauer, die zweite durch mehrere Sekunden dauernden Schluss desselben Stromes. In den ersten vier Paaren ist die Zuckung durch den langdauernden, in den letzten vier Paaren die durch den kurzdauernden Strom grösser. Der Gang der Ermüdung zeigt sich

Fig. 14.



in der regelmässigen Abnahme der Zuckungen beider Arten. Es wäre voreilig, aus dieser Versuchsreihe zu schliessen, dass der fragliche Zustand dem ermüdeten Nerven als solchem zukäme. Dass dem nicht so ist, sehen wir schon aus Fig. 9. Der Nerv, der zu dieser Versuchsreihe gedient hat, entfernte sich offenbar mit fortschreitender Ermüdung immer mehr von jenem Zustande, denn es ragt hier die Zuckung vom

langdauernden Strom später verhältnissmässig mehr als früher aus der Reihe derjenigen hervor, welche durch kurzdauernde Ströme hervorgebracht wurden.

Es dürfte vielleicht von Interesse sein zu untersuchen, ob der Elektrotonus Einfluss auf unser Phänomen hat. Doch wäre dies wiederum Gegenstand einer besonderen Arbeit.

Wenden wir uns jetzt zu der allgemeineren Frage: Wie gestaltet sich die ganze Curve der Zuckungsgrösse, bezogen auf die Stromdauer für den in Rede stehenden Zustand des Nerven? Es sind offenbar zwei Antworten möglich. Entweder die Curve verliert ganz den zweiten ansteigenden Bogen, sie nähert sich der Abscissenaxe, nachdem sie ihr eine Strecke weit parallel gegangen war, und läuft dann in geringerer Höhe wieder parallel derselben in inf. (Fig. 15). Oder die Curve behält

Fig. 15.

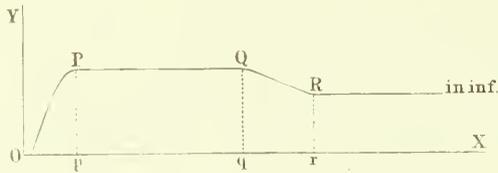
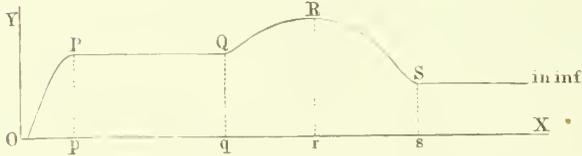


Fig. 16.



den zweiten ansteigenden Bogen. Die Ordinate erreicht darin für einen endlichen Abscissenwerth Or ein Maximum rR , nimmt dann aber wieder ab bis zu einem Werthe, der unter der ersten Stufe liegt und den sie in infinitum beibehält (Fig. 16). Wenn schon die in Fig. 11 dargestellte Versuchsreihe einen Wink zu Gunsten der zweiten Annahme giebt, so kann zwischen beiden Möglichkeiten doch nur der ganz directe Versuch entscheiden.

Bei den Versuchsreihen zu dem vorgesetzten Zwecke hat man nun mit verschiedenen Schwierigkeiten zu kämpfen. Man ist erstens schon auf den Zufall angewiesen, der einem ein Präparat im geeigneten Zustande in die Hand giebt. Die noch grössere Schwierigkeit besteht aber darin, dass der erforderliche Zustand des Präparates eben ein abnormer, gewissermaassen krankhafter ist. Man muss daher

Fig. 18.

Fig. 17.



darauf verzichten, ganz elegante Resultate zu erzielen, den Froschmuskel mit der Regelmässigkeit einer Maschine wirken zu sehen. Versuchsreihen wie die in Fig. 9 und Fig. 11 dargestellten darf man daher auch nicht erwarten.

Fig. 17 und 18 stellen zwei Reihen dar ganz so geordnet wie die vorigen. Die 13 Zuckungen der Fig. 17 entsprechen genau denselben Werthen der Stromdauer, wie die je 13 Zuckungen in den letzten Gruppen der Fig. 9. Die 23 Zuckungen der Fig. 18 entsprechen denselben Werthen der Stromdauer, wie die je 23 Zuckungen einer Gruppe der Fig. 11. Trotz der Unvollkommenheit der vorliegenden Versuchsreihen wird man doch in den drei ersten und den drei letzten Zuckungen der Fig. 16 maximale Zuckungen der ersten Stufe erkennen. Die vierte, fünfte und sechste, sowie die achte, neunte, zehnte Zuckung sind übermaximale und die siebente, welche unbegrenzter Stromesdauer entspricht, bleibt unter der ersten Stufe. Die übermaximalen Zuckungen gehen in dieser Versuchsreihe nur sehr wenig über das Maximum hinauf. In hohem Maasse ist dies dagegen der Fall in der Fig. 18 dargestellten Versuchsreihe. Hier sind die erste bis achte und die 16. bis 23. Zuckungen der ersten Stufe. Die neunte, zehnte, elfte und andererseits die 13., 14., 15. sind übermaximale Zuckungen. Sie sind freilich ziemlich unregelmässig, aber es genügt ihr Vorhandensein in einem Falle, wo wie im vorliegenden die Zuckung vom lange dauernden Strom, die zwölfte unserer Reihe, hinter der ersten Stufe zurückbleibt. Man wird zugeben, dass diese Versuche trotz ihrer Unregelmässigkeiten genügen, um die schwebende Frage zu Gunsten der zweiten Möglichkeit zu entscheiden. Die Curve der Zuckungsgrössen hat demnach für den fraglichen abnormen Zustand den in Fig. 16 dargestellten Charakter.

Dass ich auf eine eigentlich abnorme Erscheinung so ausführlich eingegangen bin, wird man im vorliegenden Falle nicht missbilligen, da man mit einiger Gewissheit voraussagen kann, dass die Versuche zur Erklärung dieser Erscheinung auch auf das Wesen der Molekularvorgänge in der Nervensubstanz überhaupt neues Licht werfen werden.

Soll ich zum Schlusse noch einmal das Gesamtresultat des vorliegenden Abschnittes zusammenfassen, so setze ich das wesentliche Interesse der mitgetheilten Versuche darein, dass sie lehren: Wenn ein elektrischer Strom den Nerven durchfliesst, so beginnt in demselben eine gewisse Zeit nach dem Hereinbrechen des Stromes plötzlich ein neuer Vorgang, sei dies nun ein neuer Reizanstoss, sei es eine Zustandsänderung des Nerven, vermöge deren der Erfolg des gleichen Reizanstosses ein anderer wird. In der That, dieser Satz bleibt erwiesen, mag die definitive Erklärung der Erscheinungen dereinst ausfallen wie sie wolle, selbst dann, wenn sich herausstellen sollte, dass einzelne der übermaximalen Zuckungen aus Schliessungs- und Oeffnungszuckungen summirt sind.

III. Abhängigkeit der Muskelarbeit von der Stärke und Dauer eines den Nerven aufsteigend durchfließenden elektrischen Stromes.

Wenn wir Versuche, wie die in den beiden vorhergehenden Abschnitten beschriebenen, mit aufsteigender Stromrichtung anstellen, so dürfen wir keineswegs genau dieselben Erscheinungen erwarten. Wenn sich auch auf der intrapolaren Nervenstrecke genau dasselbe ereignet wie beim absteigenden Strome, so hat jetzt die Erregungswelle, die ja beim Kettenschlusse an der Kathode entsteht, die intrapolare und anelektrotonisirte Nervenstrecke zu passiren, bevor sie zum Muskel kommt, und kann demnach inzwischen bedeutende Modificationen erleiden. Wir haben daher kein Recht mehr, die Muskelzuckung als Maassstab für die Erregungswelle am Orte ihrer Entstehung anzusehen. Eine Muskelzuckung kann jetzt klein sein, weil überall nur eine kleine Nervenerregung entstand; sie kann aber eben so gut auch darum klein sein, weil eine zwar ursprünglich starke Erregung sehr geschwächt am Muskel ankam. Gerade diese Verwickelung macht die Untersuchung der aufsteigenden Stromesrichtung interessant, weil wir hoffen dürfen, dass die dabei auftretenden Erscheinungen uns über die Veränderungen der Leitungsfähigkeit neue Aufschlüsse geben.

Ich habe bei der gegenwärtigen Untersuchung an keine bisher schon bekannte Erscheinung anzuknüpfen und mache daher gleich den Anfang mit der Beschreibung meiner eigenen Versuche. Stellen wir eine Versuchsreihe an genau wie die im ersten Abschnitte beschriebenen, mit Stromstössen von immer gleicher Dauer, die etwa 0,002" betragen mag, nur dass jetzt die Stromrichtung aufsteigend ist, so beobachtet man Folgendes: Wie beim absteigenden Strome fängt die Muskelarbeit mit unendlich kleinen Werthen an bei einem endlichen Werthe der Stromstärke, dann wächst die Zuckung proportional dem weiteren Wachstum der Stromstärke bis zum Maximum, welches bei weiterer Steigerung der Stromstärke zunächst unverändert bleibt. Bis dahin wäre also alles ganz genau so, wie bei absteigender Stromrichtung. Nun lassen wir aber die Stromstärke immer noch fortwachsen. Sobald sie einen gewissen Werth überschreitet, sehen wir alsdann die Zuckungsgrösse wieder von ihrem maximalen Werthe herabsinken und mit wachsender Stromstärke immer weiter abnehmen bis zu Null. Wir setzen jetzt die Versuchsreihe mit immer

weiter wachsender Stromstärke fort und sehen durch ein gewisses Intervall die Zuckung ausbleiben; dann kommen wir aber zu einer Stromstärke, wo die Zuckung wieder erscheint, und nun nimmt ihr Werth bei weiter wachsender Stromstärke wieder zu, um zum zweiten Male sein Maximum zu erreichen, welches von nun an bei fernerm Wachsthum der Stromstärke constant bleibt. Das Abnehmen der Zuckung von ihrem Maximalwerthe und das Wiederzunehmen derselben scheint hier keinem einfachen Gesetze zu folgen. Uebrigens kann man das auch kaum erwarten, da man es hier offenbar mit einer äusserst verwickelten Erscheinung zu thun hat. Es ist endlich noch zu bemerken, dass nicht immer die Zuckungen bis ganz zum Werth Null abnehmen.

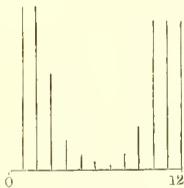
Ich will nun aus einer grösseren Anzahl von Versuchsreihen einige in der bisherigen Weise graphisch dargestellt mittheilen. In der Abscissenaxe sind hier wie im ersten Abschnitte die Werthe der Stromstärke abgetragen. Die daran geschriebenen Zahlen geben direct die Widerstände in der Nebenschliessung, welchen die Stromstärken im Hauptkreise nahezu proportional sind. Die Dauer des Ketten-schlusses ist in den nächstfolgenden drei Versuchsreihen constant und überall etwa $= 0,003''$. Diese Reihen beginnen gleich mit Maximalzuckungen und man sieht daher nicht das erste Wachsen der Zuckungen mit wachsender Stromstärke. Dies ist aber so selbstverständlich, dass es keines besonderen Beweises bedarf, den ich übrigens durch manche Versuchsreihe führen könnte. Zum Ueberfluss wird es sich auch in einer später zu einem anderen Zwecke beizubringenden Reihe deutlich zeigen.

Die Reihe Fig. 19 besteht aus 10 Versuchen, d. h. es sind Reizungen mit 10 verschiedenen Werthen der Stromstärke vorgenommen, die sich wie die Zahlen 1, 2, 3 10 verhalten. Diese Werthe lagen sehr weit voneinander. Es

Fig. 19.



Fig. 20.



befand sich nämlich kein Widerstandsrohr *) in der Stammleitung und der Widerstand im Nebenzweig variierte von 1 bis 10 Meter. Je einer Widerstandseinheit entsprechen 2 Millimeter in der Abscissenlinie. Man sieht nun, dass bei der Stromstärke 1 eine maximale Zuckung erscheint, bei der Stromstärke 2 eine kleinere, bei der Stromstärke 3 und 4

bewirkt der aufsteigend gerichtete Stromstoss gar keine Zuckung und bei jedem Werthe der Stromstärke über 5 hinaus giebt es wieder maximale Zuckungen.

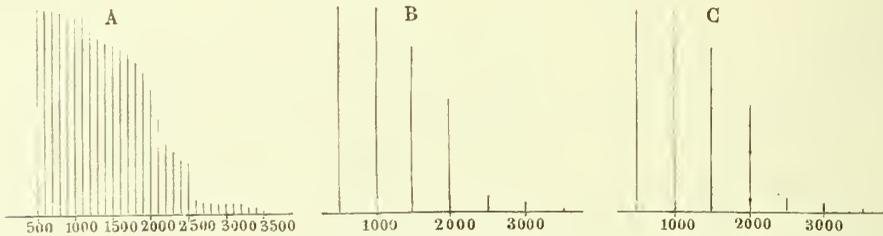
Unter ganz gleichen Bedingungen ist die Fig. 20 dargestellte Reihe von Versuchen gemacht. Auch gilt für die Darstellung derselbe Maassstab. Nur war hier

*) Die Stromstärke in der Hauptschliessung war daher vielleicht nicht ganz genau proportional dem Widerstand in der Nebenschliessung, doch ist dies für die gegenwärtige Untersuchung fürs erste nicht von Bedeutung.

wahrscheinlich der Strom im Ganzen etwas schwächer und folglich seine Abstufung feiner. Es kommen daher hier mehr Zwischenwerthe der Zuckung zwischen Null und dem Maximum zur Anschauung. Das Gesetz der Abnahme und Wiederzunahme tritt daher hier deutlich zu Tage. Insbesondere sieht man, dass die Zunahme rascher erfolgt als die Abnahme. In dieser Reihe nimmt ausserdem die Zuckung nicht ganz bis Null ab. Das Minimum für die Stromstärke 7 ist doch noch eine deutliche Spur.

Ich gebe nun noch in Fig. 21 eine Reihe mit bedeutend feinerer Abstufung der Stromstärke, so dass eine grosse Anzahl verschiedener Zuckungswerthe zum Vorschein kommt. Zu dem Zwecke war ein grosser Widerstand in die Stammleitung eingeschaltet und der Widerstand im Nebenzweig variierte von 500 bis 3500 Einheiten in der Gruppe *A* mit Springen von je 100. Der Differenz 100 entspricht, wie man aus den angeschriebenen Zahlen ersehen kann, allemal 1 Millimeter der Abscissenaxe. Für die nächsten Werthe der Stromstärke über 3500 hinaus erfolgte gar keine Zuckung. In den Gruppen *B* und *C* sind je 6 Zuckungen der Gruppe *A* wiederholt für Werthe der Stromstärke, welche sich aus den an die Abscissenaxe geschriebenen Zahlen ergeben. Man beachte, wie die 3 Gruppen sehr nahezu dieselbe Curve ergeben, wenn man die Ordinatenendpunkte verbindet. Diese Curve ist übrigens bloss die Curve der abnehmenden Zuckungsgrösse. Die ganze Reihe entspricht bloss den ersten zwei Zuckungen in Fig. 19 und den ersten sieben in Fig. 20. Wir sind hiernach vollkommen im Stande eine Curve zu verzeichnen, welche im Allgemeinen die Abhängigkeit der Zuckungsgrösse von der Stärke eines den Nerven in aufsteigender Richtung während

Fig. 21.



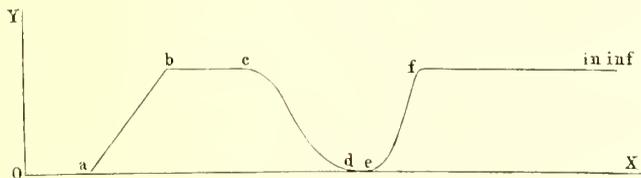
einer gewissen sehr kurzen Zeit durchfliessenden Stromes darstellt. Den Anfangstheil dieser Curve können wir nämlich nach anderen Erfahrungen ergänzen. Die Curve hat etwa die in Fig. 22 gezeichnete seltsame Gestalt.

Nachdem ich die uns beschäftigende paradoxe Thatsache sichergestellt hatte, drängte sich mir vor allen Dingen die Ueberlegung auf: Wie hat dieselbe bisher allen Forschern entgehen können, von denen doch so unzähligemale Ströme jeder Richtung und jeder Stärke durch den Nerven des Froschpräparates gesandt sind. Insbesondere meinte ich hätte sich die Erscheinung zeigen müssen, wenn man eine

Reihe von aufsteigend gerichteten Inductionsstößen bei methodischer Abstufung der Stärke durch den Nerven gesandt hätte. Dass unter den zahllosen elektrischen Reizversuchen auch solche hier oder da angestellt sind, dürfte kaum zu bezweifeln sein. Hier hätte man es nun, wie in meinen Versuchen, mit kurzdauernden aufsteigenden Strömen zu thun und ich meinte, man hätte eine Stromstärke finden müssen, welche maximale Zuckungen liefert, sodann eine grössere, bei der die Zuckung ausbleibt, und endlich noch grössere, bei denen die Zuckungen wieder maximal werden. Da in der Literatur keine Andeutung derart zu finden ist, so stellte ich selbst die fraglichen Versuche an. Es fand sich keine Spur von einer Wiederabnahme der Zuckungen mit wachsender Stromstärke.

Eben so wenig findet sich eine Spur unseres Phänomens, wenn man den aufsteigenden Strom so lange dauern lässt, dass sich die Oeffnungszuckung von der Schliessungszuckung trennt. Im Gegentheil könnte man sagen, dass hier gerade diejenigen Werthe der Stromstärke am meisten Arbeit im Muskel entwickeln,

Fig. 22.



für welche in unseren Versuchen die Zuckungen klein waren oder ausfielen. Es sind nämlich gerade die Werthe darunter, für welche Schliessungs- und Oeffnungszuckung entsteht und

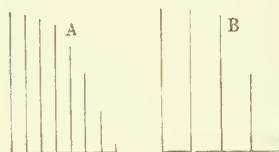
eine von beiden ist meist maximal. So kann ich insbesondere eine sehr schöne Versuchsreihe mittheilen, die an demselben Präparate angestellt ist, welches zu der Reihe Fig. 19 gedient hatte. Sie ist durch wenige Worte ohne Abbildung anschaulich zu machen. Die Stromstärke 1 gab eine maximale Schliessungs- und eine nur wenig kleinere Oeffnungszuckung. Die Stromstärken 2, 3 und 4 gaben maximale Schliessungs- und maximale Oeffnungszuckungen. Die Stromstärken 5, 6, 7, 8, 9, 10 gaben keine Schliessungs- aber maximale Oeffnungszuckungen. Hätte man also den Gesamterfolg des Stromes im Muskel für jeden Werth der Stromstärke in eine Linie auf dem Myographion sich zeichnen lassen, so hätte man 10 Linien erhalten, genau von der Länge der ersten und der 6 letzten Linien in Fig. 19.

Es liegt jetzt schon klar am Tage, dass unser Phänomen sich nur zeigt, wenn die Dauer des Stromes zwischen gewissen Grenzen eingeschlossen ist, nicht aber, wenn diese Dauer überaus kurz ist, wie bei einem Inductionsstoss, und eben so wenig, wenn sie so lang ist, dass Schliessungs- und Oeffnungsreiz gesondert wirken. Wir sehen uns hierdurch aufgefordert, auch für die aufsteigende Stromesrichtung die Abhängigkeit der Zuckungsgrösse von der Dauer des Stromes zu untersuchen.

Es liegt nahe, die Untersuchung mit folgendem speciellen Falle zu beginnen.

Wir nehmen ein Präparat, welches bei Stromstößen von gewisser Dauer das Ausbleiben der Zuckungen für bestimmte Werthe der Stromstärke gezeigt hat. Nun behalten wir einen solchen Werth der Stromstärke constant bei und variiren die Dauer des Stromes. Die Mittheilung einer aus zwei Parallelgruppen bestehenden Versuchsreihe (Fig. 23) mag genügen. Sie ist mit demselben Präparate gemacht wie die Reihe Fig. 21. Die Stromstärke betrug 5300, ausgedrückt in der bei Darstellung jener Reihe gebrauchten Einheit. Bei dieser Stromstärke war daselbst die Zuckung ausgeblieben. Wurde nun die Zeitdauer des Stromes durch stärkere Spannung des Spiralrheotoms vermindert, so traten bei einer gewissen Grenze für die in Rede stehende Stromstärke auch Zuckungen ein, die in Fig. 23 eben verzeichnet sind, es nehmen in beiden Gruppen die Werthe der Stromdauer von links nach rechts zu und die Zuckungen ab, indessen sind die Abscissen nicht den Werthen der Stromdauer proportional. Die Abscissendifferenzen müssten von links nach rechts

Fig. 23.



immer grösser werden. Man kann sich demnach das betreffende Stück der Curve der Zuckungen, bezogen auf die Stromdauer, ungefähr vorstellen. Die übrige Curve kann man aus anderen Erfahrungen ergänzen. Erstens ist nämlich klar, dass bei unendlich kleiner Dauer eines Stromes von der in Rede stehenden Stärke die Zuckung unendlich klein oder Null sein werde. Die Curve muss also zuerst

einen ansteigenden Theil haben, an welchen sich der uns vorliegende wieder absteigende Theil anschliesst. Ebenso ist aber klar, dass wenn man den Strom sehr lange dauern liesse, er wieder eine maximale (Oeffnungs-) Zuckung geben würde. Die Curve muss sich demnach von einem gewissen grösseren Abscissenwerthe an wieder erheben und alsbald zur Höhe des Maximums kommen. Die ganze Curve der Zuckungsgrössen, bezogen auf die Stromdauer für einen bestimmten Werth der Stromstärke, muss hiernach eine ganz ähnliche Gestalt haben wie Fig. 22.

Den vollständigsten Aufschluss über die Abhängigkeit der Zuckungsgrösse von den beiden unabhängigen Variablen — Stromstärke und Stromdauer — erhalten wir, wenn wir an demselben Präparate nacheinander Versuchsreihen ausführen von der Art, wie die in Fig. 19 bis 21 dargestellten. In jeder Reihe variirt die Stromstärke von Versuch zu Versuch und von Reihe zu Reihe wird die Stromdauer geändert. Jede Reihe liefert also eine Curve der Zuckungsgrösse bezogen auf die Stromstärke, und es wird sich dann zeigen, wie die Form dieser Curve sich ändert, wenn man eine andere Stromdauer einführt. Meine Versuche ergeben nun Folgendes: Gehen wir von einem Werthe der Stromdauer aus, welcher eine Curve wie Fig. 22 liefert und nehmen für die folgenden Reihen immer kleinere und kleinere Werthe der Stromdauer, so rückt in jeder folgenden Curve die Einbiegung *c*, *d*, *e*, *f* weiter

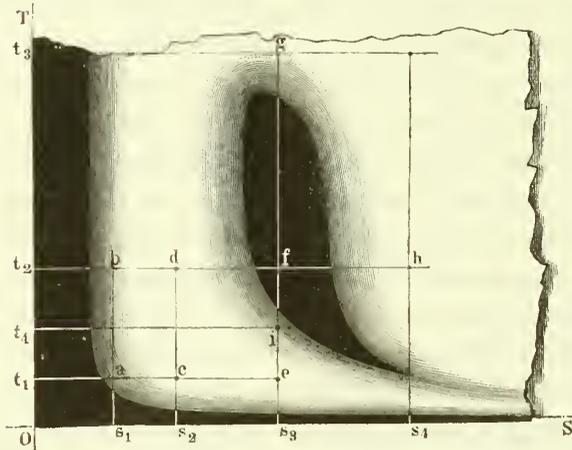
nach rechts hinaus. Sie wird dabei immer seichter, reicht nicht mehr bis zur Abscissenaxe hinunter und verschwindet für noch kleinere Werthe der Stromdauer gänzlich. So wurden beispielsweise mit einem Präparate folgende zwei Versuchsreihen gemacht. In der ersten war die Stromdauer constant = 0,0095". Die Stromstärken 1, 2, 3 und 4 gaben maximale Zuckungen, dann trat Abnahme ein und die Stromstärke 8 gab schon gar keine Zuckung mehr. In der zweiten Reihe war die Stromdauer constant = 0,00078. Jetzt gaben die Stromstärken 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 entschieden maximale Zuckungen, und über 8 hinaus begann erst die Abnahme und zwar verhältnissmässig langsam, so dass für Werthe der Stromstärke um 28 herum einzelne Zuckungen ausblieben, jedoch nicht mehr ganz regelmässig. An einem anderen Präparate wurden folgende 3 Reihen gemacht. Bei der ersten war die Stromdauer 0,0015"; die Stromstärke 1 gab maximale Zuckung, die Stromstärken 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 gaben gar keine Zuckung und bei der Stromstärke 16 war das Maximum wieder erreicht. Für die zweite Reihe war die Stromdauer 0,0010". Jetzt gaben die Stromstärken 1 und 2 maximale Zuckungen, dann nahm die Zuckung ab, verschwand jedoch für keine Stromstärke gänzlich und kam für den Werth 16 wieder auf das Maximum. In der dritten Reihe war die Stromdauer 0,00078", da gaben die Werthe 1, 2, 3, 4 der Stromstärke maximale Zuckungen. Für die Stromstärken 5 bis 20 zeigten sich einige Unregelmässigkeiten, welche gleichsam die Tendenz zur Abnahme der Zuckungen verriethen, über den Werth 20 hinaus waren wieder alle Zuckungen maximal.

Wir haben jetzt genügendes Material in der Hand, um uns einigermaassen den Gang einer Function zweier unabhängiger Veränderlichen vorzustellen, welche die Abhängigkeit der Zuckung von Stärke und Dauer des aufsteigenden Stromes gleichzeitig darstellt. Diese Function könnten wir durch eine Fläche repräsentiren. Nach dem, was aus unseren Versuchen zu schliessen ist, müsste diese Fläche folgende Eigenthümlichkeiten haben: Ihr grösster Theil wäre eben und der Ebene der unabhängigen Coordinaten parallel. Die Fläche hätte zwei Abdachungen gegen jede Axe der unabhängigen Coordinaten. Sie hätte endlich an einer Stelle eine vollständig begrenzte trichterartige Vertiefung bis zur Ebene der unabhängigen Coordinaten hinab.

Eine ganz artige Anschauung kann man sich von der Abhängigkeit der Zuckungsgrösse von den beiden hier als unabhängig variabel betrachteten Grössen noch auf folgende Weise verschaffen, die in Fig. 24 (a. f. S.) ausgeführt ist. Jeder Ort in der Ebene der Zeichnung ist durch zwei rechtwinklige Coordinaten gegeben. Die eine derselben, von links nach rechts gemessen, bedeute die Stärke, die andere, von unten nach oben gemessen, bedeute die Dauer des Stromes. Die Stärke der Zuckung für jedes Paar von Werthen der Stromstärke und Stromdauer wird nun

durch die Helligkeit der Fläche in dem Punkte dargestellt, welcher die betreffende Stromstärke und Stromdauer zu Coordinaten hat. Vollständige Schwärze bedeutet dabei den Zuckungswerth Null, vollständige Weisse den Maximalwerth der Zuckung.

Fig. 24.



Als solcher gilt hier in der Regel die erste Stufe des vorigen Abschnittes. Bei dieser symbolischen Darstellung muss offenbar längs der Axe, an welcher die Zeiten gemessen werden, ein vollkommen schwarzer Streifen laufen, denn für jeden Werth der Stromdauer giebt es kleine Werthe der Stromstärke, welche gar keine Zuckung hervorbringen. Ich habe diesem Streifen vorläufig constante Breite gegeben, es wäre übrigens möglich, dass er sich nach oben noch ein wenig verschmälerte. Auch längs der Axe der Stromstärken läuft ein

schmäler schwarzer Streifen, denn es giebt für jeden Werth der Stromstärke gewisse sehr kleine Werthe der Stromdauer, für welche die Zuckung Null wird. Dieser Streifen spitzt sich aber jedesfalls asymptotisch zu, denn es ist erwiesen, dass je grösser die Stromstärke ist, desto kleiner ist das Minimum von Stromdauer, das eben noch eine Zuckung liefert. An die beiden schwarzen Streifen schliesst sich nun ein geknickter schattirter Streifen, der die untermaximalen Zuckungen enthält. Die ganze Ebene nach rechts und oben von diesem Streifen ist weiss, bis auf den blattförmigen Fleck mit schattirtem Rande.

Nehmen wir jetzt beispielsweise einen Strom von der Stärke $O s_2$ und der Dauer $O t_2$ ($O t_2$ mag etwa $0,004''$ entsprechen), so erhalten wir eine maximale Zuckung, denn der durch die Coordinaten $O s_2$ und $O t_2$ gegebene Punkt d liegt im Weissen. Nehmen wir dagegen einen Strom von derselben Dauer, aber von der grösseren Stärke $O s_3$, so erhalten wir keine Zuckung, denn der durch die Coordinaten $O s_3$ und $O t_2$ gegebene Punkt (f) liegt im Schwarzen. Vermindern wir jetzt mit Beibehaltung der Stromstärke $O s_3$ die Stromdauer auf $O t_1$, so erhalten wir wieder eine Maximalzuckung, denn der durch die Coordinaten $O s_3$ und $O t_1$ bestimmte Punkt (e) liegt wieder im Weissen. Um noch Beispiele für eine kleine Zuckung zu geben, so würden wir eine solche erhalten durch einen Strom von der Stärke $O s_1$ und der Dauer $O t_2$, denn diese beiden Coordinaten bestimmen einen Punkt b in dem grauen Saum des senkrechten schwarzen Streifes. Ebenso würden wir eine kleine Zuckung

erhalten, wenn wir die Stromstärke Os_3 während einer Dauer Ot_4 wirken liessen, denn diese beiden Coordinaten geben einen Punkt i in dem grauen Saune des blattförmigen Fleckes.

Ich kann natürlich nicht einstehe für die Details in der Form der vorliegenden Zeichnung, noch weniger für die Grössenverhältnisse. Im Gegentheil sollte sich wohl der Fleck viel weiter nach oben erstrecken für die der Figur sonst zu Grunde gelegten Maassstäbe. Hätte ich in dieser Beziehung mich genauer an die Versuchsdata halten wollen, so wäre die Figur entweder zu gross oder zu undeutlich geworden. Ich wollte hauptsächlich darin nur zwei wesentliche Punkte zur Anschauung bringen. Einmal, dass der zuckungslose Fleck unten rechts abbiegt und in eine schwanzartige Spitze ausläuft, und zweitens, dass er ringsum begrenzt ist. Dieser letztere Umstand macht es begreiflich, dass die Erscheinung bisher allen Forschern entgehen musste. In der That, die bisherigen Verfahrensarten bringen es mit sich, dass man (um in der angenommenen symbolischen Ausdrucksweise zu bleiben) immer nur einen ganz schmalen Streif unserer Ebene längs der Os -Axe (Inductionsschläge) oder eine hoch oben der Os -Axe parallel verlaufende Gerade (langdauernde Ströme) untersuchte.

Es erübrigt jetzt noch eine Erklärung der in diesem Abschnitte beschriebenen Erscheinungen zu versuchen. Ich glaube eine solche auf Grund dessen, was wir hauptsächlich durch Pflüger's und Bezold's Untersuchungen über den Elektrotonus wissen, vollständig geben zu können. Es wird dazu nur weniger neuer Annahmen bedürfen. Dass es solcher bedarf ist aber gerade ein grosser Vortheil, denn sie werden umgekehrt, wenn die Erklärung richtig ist, zu so vielen eben durch unsere Erscheinungen wohl erwiesenen Lehrsätzen der Molekularmechanik des Nerven.

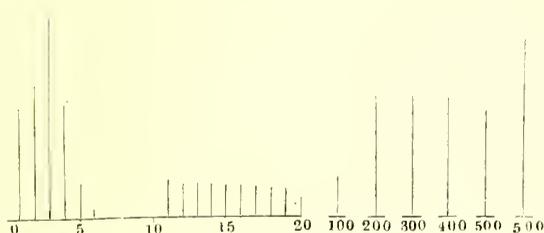
Stellen wir uns den Fall vor, es durchfliesse ein Strom von geeigneter Dauer, um eine Versuchsreihe wie die in Fig. 19 und 20 dargestellte zu machen, den Nerven in aufsteigender Richtung. Wir wissen, dass alsbald nach dem Einbrechen des Stromes verschiedene Vorgänge im Nerven Platz greifen. Es entwickelt sich um die Anode herum der Anelektrotonus, um die Kathode herum der Katelektrotonus, und im Bereiche des letzteren entsteht eine Erregungswelle. Jeder dieser Vorgänge ist Function der Stromstärke und Function der Zeit. Nach Aufhören des Stromes klingen die sämmtlichen Vorgänge mehr oder weniger rasch ab und das Abklingen des Anelektrotonus ist mit dem Entstehen einer neuen Erregungswelle — Oeffnungsreiz — verknüpft, jedoch nur dann, wenn der im Verschwinden begriffene Anelektrotonus verhältnissmässig sehr stark war. Die stark anelektrotonisirte Nervenstrecke bietet der Erregungsleitung bedeutenden Widerstand. Endlich — so nehme ich an — wächst der Anelektrotonus anfangs langsamer, später schneller als die bei der Schliessung entstehende Erregungswelle, beide

als Functionen der Stromstärke allein gedacht. Zur Erklärung der Versuchsreihen wie Fig. 19 und 20 reichen wir mit diesen Principien schon aus. Legen wir die letztere beispielsweise der Discussion zu Grunde. Schon beim ersten Werthe der Stromstärke hat die beim Schlusse entstehende Erregungswelle ihr Maximum erreicht, der hemmende Anelektrotonus hat aber noch keine merkliche Grösse eben so wenig bei der Stromstärke 2, daher noch immer eine maximale Schliessungszuckung. Bei der Stromstärke 3 ist nun der Anelektrotonus in seinem stetigen Wachsen der constant gebliebenen Schliessungserregung so weit nachgekommen, dass die letztere nicht mehr ungeschwächt am Muskel anlangt. Dies Verhältniss steigert sich mit wachsender Stromstärke immer mehr, so dass bei dem Werth 7 der Stromstärke die Zuckung fast Null ist, und bei anderen Präparaten sahen wir sie in der That gänzlich ausbleiben. Der Anelektrotonus ist also nunmehr stark genug, die Schliessungserregung ganz zu hemmen, aber noch immer zu schwach, um bei seinem Abklingen selbst eine Erregungswelle zu veranlassen. Bei weiterer Steigerung der Stromstärke erreicht er aber trotz der kurzen Dauer des Stromes auch den hierzu erforderlichen Werth und so entstehen die Zuckungen für die Stromstärken 8, 9, 10, 11, 12 u. s. w. Diese Zuckungen sind also Oeffnungszuckungen, während die Zuckungen vor der Abnahme Schliessungszuckungen sind.

In Folge dieser Erklärung wirft sich eine neue thatsächliche Frage auf: sollten nicht diese Zuckungen vor der Abnahme, wenn sie wirklich Schliessungszuckungen sind, bisweilen die übermaximale Grösse erreichen können, welche wir an den Schliessungszuckungen des absteigenden Stromes im vorigen Abschnitte kennen lernten? In der That scheint dies möglich zu sein, wenn die Schliessungsdauer verhältnissmässig gross genommen wird. Ein Beispiel dafür haben wir schon in den mitgetheilten Versuchen. Die ersten Zuckungen der drei Gruppen in Fig. 21 sind offenbar übermaximale, was schon aus der Vergleichung mit den ersten Zuckungen der beiden Gruppen Fig. 23 erhellt, die ja derselbe Muskel bei sehr kurzer Schliessungszeit gezeichnet hat. In den letzteren haben wir also die erste Maximalstufe der Schliessungszuckung vor uns. Bestätigt wird diese Behauptung durch einige in die Figur nicht aufgenommene Zuckungen, die ich demselben Muskel durch Oeffnung eines lange dauernden aufsteigenden Stromes von grosser Stärke entlockte. Sie haben genau die Höhe, wie die ersten Zuckungen der beiden Gruppen in Fig. 23. Wir wissen aber aus dem vorigen Abschnitte, dass die maximale Oeffnungszuckung des aufsteigenden Stromes sich auf der ersten Maximalstufe der Schliessungszuckung hält. Ich kann noch eine Versuchsreihe mittheilen, die zwar sonst nicht zu den gelungensten gehört, die aber das soeben Gesagte vollkommen anschaulich macht. Sie ist in Fig. 25 ganz in der Weise dargestellt wie die übrigen. 2 Millimeter Absissenlänge gelten eine Widerstandseinheit im Rheostaten der Nebenschliessung, da

indessen hier der Widerstand in den Verbindungsdrähten eigentlich nicht vernachlässigt werden darf gegen den Widerstand im Rheostaten selbst, so entspricht der Nullpunkt der Abscissenlinie nicht genau dem Nullpunkt der Stromstärken. Dem entsprechend schneidet die Verbindungslinie der Endpunkte der wachsenden Zuckungen die Abscissenaxe links vom Nullpunkt. Man sieht nun die Zuckungen wachsen bis zur Stromstärke 3, dann abnehmen. Bei den Stromstärken 7, 8, 9, 10 kommt gar keine Zuckung zu Stande, dann wieder Wachstum der Zuckungen, freilich nicht sehr regelmässig, bis zur Stromstärke 200; hier ist offenbar das Maximum erreicht, denn die Stromstärken 300, 400, 500 geben keine grösseren Zuckungen mehr. Dies zweite

Fig. 25.



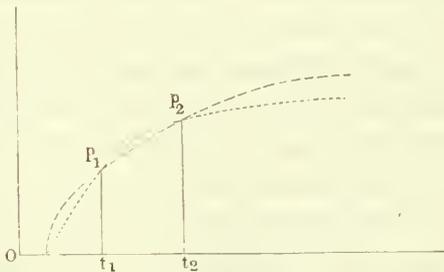
Zahl 500 steht. Diese Zuckung nähert sich wieder der bei Stromstärke 3 mit aufsteigendem Strome erhaltenen und zeigt, dass wir eben in ihr eine übermaximale Schliessungszuckung vor uns haben. Die Dauer des Stromes beträgt für diese Reihe etwa 0,017".

Eine wichtige Folgerung können wir, glaube ich, schon jetzt aus unseren Betrachtungen ziehen: Die Zuckungen, welche durch überaus kurz dauernde Ströme, z. B. durch Inductionsströme, hervorgebracht werden, verdanken ihre Entstehung durchweg der Schliessungserregung. Denn wir haben gesehen, die Zuckungen vor der Einbiegung der Zuckungcurve bezogen auf die Stromstärke sind Schliessungszuckungen, und wir wissen andererseits, dass sich jene Einbiegung für sehr kleine Werthe der Stromdauer gleichsam ins Unendliche hinauschiebt, dass also für solche Werthe der Stromdauer alle Zuckungen vor der Einbiegung liegen. Dass die durch Inductionsschläge hervorgebrachten Zuckungen bei jeder Stärke und Richtung des Stromes wahrscheinlich als Schliessungszuckungen zu qualificiren seien, ist schon früher von Rosenthal auf Grund ganz anderer Betrachtungen als wahrscheinlich ausgesprochen. Ich glaube im Vorstehenden für diesen Satz einen unwiderleglichen Beweis geliefert zu haben.

Fassen wir jetzt die Abhängigkeit der Zuckungsgrösse von der Dauer des aufsteigenden Stromes ins Auge, so reichen die bisher bekannten Principien nicht mehr zur Erklärung aus. Wir bedürfen vielmehr einer neuen Annahme darüber, in welchen

Beziehungen die Abhängigkeit der Schliessungserregung von der Schliessungsdauer steht zu der Abhängigkeit des anelektrotonischen Leitungswiderstandes von der Schliessungsdauer. In der That vergleichen wir folgende drei Versuche mit dem Präparat, welches die Fig. 19 dargestellte Reihe geliefert hat: Für die Stromstärke = 3 gab das Präparat bei sehr kurzer Dauer des Stromes eine maximale Zuckung, die wir als Schliessungszuckung aufzufassen haben. Bei einer etwas grösseren Dauer des Stromes (siehe Fig. 19) gab es gar keine Zuckung und bei einer ganzen Secunden langen Dauer des Stromes gab es immer für dieselbe Stromstärke eine maximale Schliessungszuckung (siehe Seite 43, wo die betreffende Versuchsreihe in Worten beschrieben ist), — dass auch eine maximale Oeffnungszuckung unter diesen Bedingungen entstand, geht uns nichts an. Genau dasselbe Verhalten bis auf kleine quantitative Unterschiede zeigte das Präparat, welches die Reihe in Fig. 20 geliefert hat, sowie noch mehrere andere, von denen ich keine Versuche zu den Figuren benutzt habe. Dies Verhalten können wir nur erklären, wenn wir annehmen: Bei der betreffenden Stromstärke (in unserem Beispiele = 3) ist anfänglich die Schliessungserregung im Uebergewicht, später der anelektrotonische Widerstand (Ausbleiben der Zuckung) und zuletzt wieder die Schliessungserregung. Es muss demnach für diesen Werth der Stromstärke mit der Zeit anfangs die Schliessungserregung, etwas später der anelektrotonische Widerstand, noch später wieder die Schliessungserregung rascher wachsen. Die beiden Functionen der Zeit, welche hier in Betracht kommen, müssen also etwa einen Gang nehmen, wie die Ordinaten der beiden Curven Fig. 26. Die Abscissen messen die Zeit, während welcher der Strom geschlossen bleibt, die Ordinate der punktirten Curve stellt den anelektrotonischen Widerstand dar oder eigentlich das Erregungsquantum, welches derselbe auszulöschen im Stande ist. Die Ordinate der gestrichelten Curve misst das Erregungsquantum, welches durch den Schluss, oder wenn man lieber will, durch das Fliessen eines Stromes von der durch die Abscisse gemessenen Dauer entsteht. Die Ordinate der letzteren Curve vermindert um die Ordinate der ersteren,

Fig. 26.



misst also den Rest von Erregung, welcher bei der betreffenden Stromdauer in Folge des Schlusses zum Muskel gelangt. Wo die Differenz negativ ausfällt, kann also keine Zuckung entstehen. In unserem Beispiele werden alle Werthe der Stromdauer $> Ot_1$ und $< Ot_2$ keine Zuckungen geben.

Die durch Fig. 26 anschaulich gemachte Beziehung der beiden Curven gilt

natürlich zunächst nur für einen Werth der Stromstärke, der ja in die Gleichung der Curve als constanter Parameter eingeht. Es lässt sich nun zeigen, dass für höhere Werthe der Stromstärke in der That die Curven eine andere Lage zueinander haben. Wir brauchen nur drei andere Versuche aus den drei Reihen zu combiniren, die uns soeben gedient haben und von denen die mittlere in Fig. 19 ganz mitgetheilt ist. Bei der Stromstärke 5 haben wir beispielsweise für ganz kurze Dauer wieder eine maximale Zuckung, die aus den angegebenen Gründen eine Schliessungszuckung sein muss. Für den mittleren Werth der Stromdauer haben wir (siehe Fig. 19) zwar auch eine Zuckung, die aber, weil sie hinter der Lücke liegt, als Oeffnungszuckung angesehen werden muss, eine Schliessungszuckung erscheint nicht. Sie erscheint aber auch nicht mehr für ganze Secunden lange Stromdauer. Für die Stromstärke = 5 bleibt also der anelektrotonische Widerstand fortwährend im Uebergewicht, das er zur Zeit $O t_1$ erlangt hat. Die Curve der Schliessungserregung bliebe also in diesem Falle vom Punkte p_1 (Fig. 26) an bis in infinitum unterhalb der Curve des anelektrotonischen Widerstandes. Mit anderen Worten, die beiden Curven hätten keinen zweiten Durchschnittspunkt. Einen Durchschnittspunkt haben aber unsere Curven für jede Stromstärke.
